X. Y. Heb 8. 14

UNTERSUCHUNGEN

AUS DEM

PHYSIOLOGISCHEN INSTITUTE

DER

UNIVERSITÄT HEIDELBERG.

HERAUSGEGEBEN

VON

Dr. W. KÜHNE,

O. Ö. PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE UND DIRECTOR DES PHYSIOLOGISCHEN INSTITUTS.

ROYAL COLLEGE OF PHYSICIANS EDINR. LIBRARY

BAND IV. HEFT 1/2.

14. ERGÄNZUNGSHEFT ZU DEN VERHANDLUNGEN DES NATURHISTORISCH-MEDICINISCHEN VEREINS ZU HEIDELBERG.

INHALT.

ÜBER DEN MODUS DER NERVENVERBREITUNG IM ELECTRISCHEN ORGAN VON TORPEDO UND DIE BEDEUTUNG DESSELBEN FÜR DIE PHYSIOLOGIE DER ENTLADUNG DES ORGANS von Dr. AUGUST EWALD. 1. — UNTERSUCHUNG DER FLEISCHEXTRACTE VERSCHIEDENER FISCHE UND WIRBELLOSEN von C. FR. W. KRUKENBERG. 33. — ÜBER ELECTRISCHE VORGÄNGE IM SEHORGANE von W. KÜHNE und J. STEINER. 64.

MIT 13 HOLZSCHNITTEN UND 4 LITHOGRAPHIRTEN TAFELN.

By order of the College, this Book is not to be taken out of the Library (except after 10 P.M. *until* 10 A.M.*) for one month from this date.*

PHYSICIANS' HALL, 30th June 87

Diese Untersuchungen erscheinen in zwanglosen, auch einzeln käuflichen Heften, deren vier einen Band bilden.

Erschienen sind bereits:

Band I. Heft 1. Inhalt: Zur Photochemie der Netzhaut (2. Abdruck) von W. Kühne. — Ueber den Sehpurpur von W. Kühne. — Mit 1 Tafel. gr. 8°. brosch. 3 M. 60 Pf.

Heft 2. Ueber die Verbreitung des Sehpurpurs im menschlichen Auge von W. Kühne. — Weitere Beobachtungen über den Sehpurpur des Menschen von W. Kühne. — Zur Chemie der Altersveränderungen der Linse von Dr. med. M. Knies. — Das Sehen ohne Sehpurpur von W. Kühne. — Untersuchungen über den Sehpurpur von A. Ewald und W. Kühne. — Kurze Anleitung zur Verwendung der Verdauung in der Gewebsanalyse von W. Kühne. — Mit 4 Holzschnitten. gr. 8°. brosch. 4 M.

Heft 3. Ueber die Darstellung von Optogrammen im Froschauge von W. Kühne. — Eine Beobachtung über das Beleuchten der Insectenaugen von W. Kühne. — Untersuchungen über den Sehpurpur. (Fortsetzung von Heft 2.) Von A. Ewald und W. Kühne. — Erfahrungen und Bemerkungen über Enzyme und Fermente von W. Kühne. — gr. 8°. brosch. 3 M. 60 Pf.

Heft 4. Versuche zur vergleichenden Physiologie der Verdauung mit besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse bei den Fischen von C. Fr. W. Krukenberg. — Ueber lichtbeständige Farben der Netzhaut von W. Kühne. — Untersuchungen über den Sehpurpur (Schluss) von A. Ewald und W. Kühne. — Bemerkungen über den Nachweis von Enzymen in der Unterkieferdrüse des Kaninchens von J. N. Langley. — Zur Physiologie der Speichelabsonderung von J. N. Langley. — Mit 6 Tafeln. gr. 8°. brosch. 8 M. 80 Pf.

Band II. Heft 1. Vergleichend-physiologische Beiträge zur Kenntniss der Verdauungsvorgänge von C. Fr. W. Krukenberg. — Beobachtungen über Druckblindheit von W. Kühne. — Ueber die Stäbchenfarben der Cephalopoden von C. Fr. W. Krukenberg. — Erwiederung auf einen Angriff des Herrn Hoppe-Seyler von W. Kühne. — Beobachtungen an der frischen Netzhaut des Menschen von W. Kühne. — Ueber Sehpurpur und Retinaströme von Frithiof Holmgren. — Fortgesetzte Untersuchungen über die Retina und die Pigmente des Auges von W. Kühne. — Mit 3 Tafeln. gr. 8°. brosch. 7 M.

Heft 2. Zur Histologie der Nervenfaser und des Axencylinders von Dr. Th. Rumpf. — Zur Histologie der motorischen Nervenendigung von W. Kühne. — Ueber Regeneration des Sehpurpurs beim Säugethiere von W. C. Ayres und W. Kühne. — Ueber die entoptische Wahrnehmung der Macula Lutea und des Sehpurpurs von Dr. August Ewald. — Notiz über die Wirkung des Silbernitrats auf die Nervenfaser von L. v. Morochowetz. — Zur Abwehr einiger Irrthümer über das Verhalten des Sehpurpurs (von W. Kühne). — Notiz über die Netzhaut der Eule (von W. Kühne). — gr. 8°. brosch. 6 M.

Heft 3. Zur Verdauung bei den Krebsen von C. Fr. W. Krukenberg. — Ueber ein peptisches Enzym im Plasmodium der Myxomyceten und im Eidotter vom Huhne von C. Fr. W. Krukenberg. — Mangan ohne nachweisbare Mengen von Eisen in den Concretionen aus dem Bojanus'schen Organe von Pinna squamosa Gm. von C. Fr. W. Krukenberg. — Zur Dünndarmverdauung von Dr. med. A. Masloff. — Zur Degeneration durchschnittener Nerven von Dr. Th. Rumpf. — Ueber das braune Pigment des Auges von Dr. Karl Mays. — Ueber die Enzymbildung in den Geweben und Gefässen der Evertebraten von C. Fr. W. Krukenberg. — Nachtrag zu den Untersuchungen über die Ernährungsvorgänge bei Cölenteraten und Echinodermen von C. Fr. W. Krukenberg. — Notizen zur Anatomie und Physiologie der Netzhaut. — gr. 8°. brosch. 3 M. 60 Pf.

Heft 4. Erscheint demnächst.

Band III. Heft 1/2. Ueber das Verhalten des Muskels zum Nerven von W. Kühne. — Beobachtungen über markhaltige und marklose Nervenfasern von W. Kühne und J. Steiner. — Histochemische Untersuchungen über das Sarkolemm und einige verwandte Membranen von R. H. Chittenden. Ph. B. (aus New Haven. Conn. U. S. A.) — Notiz über die Netzhautfarbe belichteter menschlicher Augen. — Mit 7 Holzschnitten und 2 Tafeln. gr. 8°. brosch. 8 M. 80 Pf.

Heft 3/4. Vergleichend-physiologische Beiträge zur Chemie der contractilen Gewebe von C. Fr. W. Krukenberg. — Zur Physiologie des Sehepithels insbesondere der Fische von W. Kühne und H. Sewall (aus Baltimore). — Ueber die Retinaströme von Dr. Frithiof Holmgren. — Ueber das electromotorische Verhalten der Netzhaut von W. Kühne und J. Steiner. — Ueber die Wirkung von Trypsin in Säuren und von Pepsin und Trypsin aufeinander von Dr. Karl Mays. — Zur Wirkung des Curare von J. Steiner. — Verhalten des Sehpurpurs gegen dunkle Wärmestrahlen von Ferd. Klug. — Mit 5 Holzschnitten und 1 lithographirten Tafel. gr. 8°. brosch. 8 M. 20 Pf.

Heidelberg.

Carl Winter's Universitätsbuchhandlung.

Ueber den Modus der Nervenverbreitung im electrischen Organ von Torpedo und die Bedeutung desselben für die Physiologie der Entladung des Organs.

Von

Dr. **August Ewald.**

In seiner Abhandlung über das Verhalten des Muskels zum Nerven hat *Kühne*[1]), gestützt auf erneute genaue Untersuchungen der verschiedenen Formen der Nervenendigung in den quergestreiften Muskeln, eine neue Entladungshypothese aufgestellt und dieselbe auch auf die electrischen Organe der Fische ausgedehnt. Ich benutzte einen Aufenthalt in Neapel dazu, um zu untersuchen, ob die histologischen Verhältnisse der Nervenverbreitung und Nervenendigung in den electrischen Organen von Torpedo den dieser Hypothese nach physiologisch geforderten Verhältnissen entsprächen.

Es kam mir dabei weniger darauf an, die feinsten Details der Nervenendigung, die ja in der letzten Zeit vielfach Gegenstand genauerer Untersuchungen, wie von *Boll*, *Ciaccio* und *Ranvier*, gewesen sind, zu untersuchen, als vielmehr den Modus der Verästelung der Nerven in der electrischen Endplatte, sowie den Verlauf der zutretenden Nervenfasern einer genaueren Prüfung zu unterwerfen.

[1]) *W. Kühne*, Ueber das Verhalten des Muskels zum Nerven. Untersuchungen aus dem Physiolog. Institute der Universität Heidelberg. Bd. III. p. 1—148.

Zu diesem Zwecke mußte ich natürlich ein möglichst großes Beobachtungsmaterial zur Hand haben, mußte möglichst viele vollkommen unversehrt isolirte Platten durchmustern können, und zwar Platten, an denen die Nervenendigung über die ganze Fläche der Platte in voller Klarheit übersehen werden konnte. So Vorzügliches die von *Boll, Ciaccio* und *Ranvier* angegebenen Methoden auch leisten, um die feinsten Details der Nervenendplatte zu untersuchen, so reichten sie für meinen Zweck doch nicht aus, da es mir nicht gelang, damit vollkommen unversehrte und zugleich vollkommen isolirte Platten zu erhalten, deren Nervenendplatte über die ganze, oder wenigstens den größten Theil der Fläche, in gleich scharfer, dem normalen Verhalten entsprechender Zeichnung erhalten war.

Ich suchte deßhalb vor Allem nach Methoden, die eine Isolirung der ganzen Plättchen ergaben, d. h. das die Säulchen umgebende und die einzelnen Plättchen trennende Bindegewebe in Lösung überführten, ohne die Structur des restirenden Plattenantheils zu stark zu alteriren. Als ausgezeichnetes Mittel hierfür erwies sich die von *Kleinenberg* angegebene Pikrinschwefelsäure[1]). Man legt Stückchen des lebensfrischen electrischen Organes von etwa 1—2 Cub.-Ctm. 24 Stunden in etwa 20 Cub.-Ctm. der Flüssigkeit und kann hierauf durch kräftiges Schütteln das ganze Stückchen in die, die Säulchen aufbauenden Plättchen zerlegen. Zuerst trennen sich die Säulchen von einander und erst dann tritt der Zerfall in Plättchen ein. Dieser letzte Punkt ist von Bedeutung, da es, wie sich später ergeben wird, mitunter nothwendig ist, eine größere Anzahl über einander liegender Platten mit einander zu vergleichen, und man dadurch leicht die

[1]) *Foster* und *Balfour*, Grundzüge der Entwicklungsgeschichte der Thiere. Deutsch von *Kleinenberg*. pag. 245. — *Paul Mayer*, Ueber die in der zoologischen Station zu Neapel gebräuchlichen Methoden. Mittheil. aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. II. Heft 1. pag. 2.

sämmtlichen zu einer Säule gehörigen Plättchen für sich durch Schütteln isoliren kann. Die so isolirten Plättchen werden entweder durch Waschen mit Wasser oder, was viel schneller geht, mit 70pCt. Alkohol von der Pikrinschwefelsäure befreit und in Alkohol für spätere Tinctionen conservirt. Letzteres kann geschehen mit wäßriger oder alkoholischer Hämatoxylintinktur (*Kleinenberg*)[1]), mit Pikrokarmin, oder mit Bismarckbraun in wäßriger oder alkoholischer Lösung. Nachträgliche Vergoldung, Versilberung oder Osmiumfärbung gelang mir nicht. Es waren deßhalb die so isolirten Plättchen nicht geeignet zum Studium der feinsten Nervenendigung der eigentlichen electrischen Endplatte, sie konnten aber sehr gut dazu dienen, über den Modus der Verästelung und über die Verbreitungsgebiete der gröberen Nervenverzweigung Aufschlüsse zu geben.

Eine zweite Methode zur Isolation, die eine noch vielseitigere Verwendung zuläßt, beruht auf der Anwendung des von *Ranvier* eingeführten sogenannten Drittel-Alkohols (1 Theil Alkohol auf 2 Theile Wasser), dem aber so viel Säure zugesetzt werden muß, daß das Bindegewebe davon gelöst wird. Ich möchte hier darauf aufmerksam machen, daß die Bindegewebsfibrillen der Fische chemisch sich nicht genau so verhalten wie diejenigen der übrigen Wirbelthiere, indem das Fischcollagen sehr viel leichter durch Säuren schon in der Kälte in Leim umgewandelt, also in Lösung gebracht werden kann, als das gewöhnliche Collagen. Hierauf beruht der so leichte Zerfall bei dieser Methode. Man legt kleine Stücke des Organs von 1—2 Cub.-Ctm. Größe in etwa 30 Cub.-Ctm. Drittel-Alkohols, dem 4—5 Tropfen Salzsäure, Essigsäure oder Ameisensäure zugesetzt sind. (Genauere Concentrationsangaben kann ich nicht geben, da ich die Concentrationen der auf der zoologischen Station zu Neapel befindlichen Säuren nicht er-

[1]) *Paul Mayer*, loc. cit. pag. 13.

mitteln konnte. Sie waren als concentrirte Säuren bezeichnet.) Nach etwa einer halben Stunde beginnt die Auflockerung des Bindegewebes und nach einstündiger Einwirkung ist durch Schütteln vollständige Isolation zu erreichen. Sollte der Zerfall noch nicht eintreten, so kann man durch Zusatz einiger weiterer Tropfen Säure denselben leicht erreichen.

Vorherige Behandlung des electrischen Organes mit Osmiumsäure, z. B. Anwendung der von *Ranvier* empfohlenen interstitiellen Injection, macht das Bindegewebe für das obige Gemisch unlöslich, dagegen ist sehr gut noch eine Färbung mit Osmiumsäure nach der Isolation möglich, die, wenn auch nicht die allerfeinste Endverästelung, so doch die Verzweigung der Nervenfasern bis zum Eintritt der feinsten hirschgeweihförmigen Verästelungen in die eigentliche Endplatte mit ausgezeichneter Schärfe zur Darstellung bringt. Es sind jedoch dabei einige Vorsichtsmaßregeln zu beachten. Ist die Isolation durch Schütteln beendigt, so läßt man die Plättchen absetzen und gießt die darüberstehende Flüssigkeit ab. Zu dem Rest von Flüssigkeit mit den darin suspendirten Plättchen gießt man 1 pCt. Osmiumsäure und zwar etwa $^1/_3$ Vol. des restirenden Flüssigkeitsquantums. Im Anfange zeigt sich nur eine sehr schwache Bräunung der Plättchen, aber bald tritt ein Stadium ein, wo sich rasch eine starke Schwarzfärbung der Plättchen entwickelt, mit gleichzeitiger Bildung eines schwarzen Niederschlages in der Flüssigkeit. Letzterer schadet nichts, nur muß verhütet werden, daß sich derselbe auf die Plättchen niederschlägt. Es ist dies leicht zu vermeiden durch häufiges kräftiges Schütteln während der Periode der intensiven Schwarzfärbung. Die so behandelten Plättchen werden durch mehrmaliges Waschen mit Drittel-Alkohol von der Säure befreit und können dann leicht, allmählig in stärkeren, zuletzt absoluten Alkohol übergeführt werden, wodurch späterer Einschluß in Canadabalsam ermöglicht wird. Durch nachträgliches Färben dieser Präparate mit *Kleinen-*

berg's Hämatoxylintinktur gewinnen die Bilder noch wesentlich an Deutlichkeit. Selbstverständlich können die isolirten Platten auch ohne Osmiumbehandlung nach gründlicher Auswaschung der Säure mit allen möglichen Tinctionsmitteln behandelt werden, wofür ich hauptsächlich Hämatoxylin und Bismarckbraun empfehlen möchte. Der Hauptwerth dieser Isolationsmethode liegt darin, daß sie combinirt werden kann mit der Imprägnation mit Argentum nitricum und dadurch isolirte Plättchen liefert, an denen die eigentliche electrische Endplatte selbst in voller Deutlichkeit beobachtet werden kann.

Die Versilberungsmethode, die von *Ranvier* für das electrische Organ empfohlen wurde, mit Benutzung des Höllensteinstiftes, gibt zwar sehr gute Stellen in den Präparaten, aber selten ist die Zeichnung der Endplatte über größere Strecken eines Plättchens oder gar über ein ganzes Plättchen gleichmäßig gut; auch ist die Isolation schwierig und zeitraubend. Ich dachte deßhalb, mit interstitieller Injection von Argent. nitr. in 1procentiger Lösung weiter zu kommen. Ich legte solche Stückchen, die von der Injection getroffen waren, in mit Ameisensäure angesäuerten Drittel-Alkohol und brachte sie sogleich an die Sonne, an der sehr schnell eine Bräunung einzelner Stellen erfolgte. Es wurde von Zeit zu Zeit geschüttelt und nach $^1/_2$—1 Stunde war der Zerfall in Plättchen vollendet. Es waren aber leider nur sehr wenige Plättchen durchgefärbt; fast alle zeigten nur einen braunen Rand. Der Grund davon ist der, daß die Silberlösung, wie überhaupt Injectionsmassen, nur in die Räume zwischen die Säulchen eindringt und nicht zwischen die sie aufbauenden Plättchen. Lymphräume scheinen also nur zwischen den Säulchen, nicht aber zwischen den einzelnen electrischen Platten vorzukommen, wie mir auch bei keinem Silberbild eine dahin zu deutende Endothelzeichnung auf den Plättchen zu Gesicht kam. Nur diejenigen Platten zeigten eine ausgedehntere Imprägnation mit der Silberlösung, die

von der Kanülenspitze durchstochen waren. Unter diesen waren freilich ausgezeichnete Exemplare. Da es mir jedoch darauf ankam, eine große Anzahl von Präparaten vergleichen zu können, so mußte ich die Methode verlassen und gelangte schließlich zu folgendem Verfahren, mit Hülfe dessen es möglich, in kurzer Zeit so viel versilberte Platten zu gewinnen als man irgend wünschen kann. Die Oberfläche des Organes wird mit flachen Schnitten einer feinen auf die Fläche gebogenen Scheere von der Haut entblößt und darauf die freie Oberfläche mit einem großen feinen Malerpinsel mit einer 1 procentigen Lösung von Argent. nitric. angestrichen. Sobald die Oberfläche des vorher sehr durchsichtigen Organes opak geworden, wird dieselbe mit flachen Scheerenschnitten abgetragen, und werden die abgetragenen Theile in das Ameisensäure-Alkoholgemisch gebracht. Die so gewonnene frische Oberfläche wird wieder mit Silberlösung angepinselt, wieder abgetragen und so fort. Man kann auf diese Weise fast das ganze Organ aufarbeiten und in die Isolationsflüssigkeit bringen. Dieselbe wird dann an der Sonne geschüttelt, bis der Zerfall in Plättchen erfolgt. Bei gutem Sonnenlicht, an dem ja in Italien selten Mangel ist, ist meistens dann auch die Reduction vollendet, und es zeigt sich ein großer Procentsatz der isolirten Platten auf's Schönste versilbert. Man läßt dann die Plättchen absetzen, wäscht erst mit verdünntem, dann mit starkem Alkohol aus, und kann dies so erhaltene Material beliebig lange in absolutem Alkohol conserviren, was von Bedeutung ist, da man meistens nur kurze Zeit zum Arbeiten am Meere zur Verfügung hat und darauf angewiesen ist, an mitgenommenem Materiale zu Hause die Untersuchungen zu controliren und zu vervollständigen.

Da die Silberbilder für meine Zwecke ausreichten, so verwendete ich keine große Zeit auf die Herstellung von Goldpräparaten; ich kann jedoch bestätigen, daß man durch die von

Ranvier empfohlene Anwendung von Goldchlorid nach vorhergegangener interstitieller Injection von Osmiumsäure recht gute Bilder erhält. Solche Platten aber, bei denen der richtige Grad von Osmiumwirkung für das Eintreffen einer guten Goldwirkung gerade getroffen ist, sind sehr selten und die Isolation ist äußerst mühsam.

Mit der von *Boll* und *Ciaccio* empfohlenen, von mir auch früher für die motorischen Endplatten der Muskeln angewandten, combinirten Silber-Goldbehandlung erhielt ich meistens die gleichen negativen Bilder wie bei einfacher Versilberung, nur war an Stelle des braunen Farbentones ein tief dunkelvioletter getreten. Traten dabei positive Goldbilder auf, so schien dies nur an solchen Stellen zu sein, an denen das Silber nicht eingewirkt hatte.

Sehr gute Präparate gab noch folgende auch von *Ranvier* ausgebildete Methode. Man macht eine interstitielle Injection von 1 pCt. Osmiumsäure und bringt die injicirten Stücke in eine Ammoniumbichromatlösung von 2 pCt., in der sie Wochen und Monate aufgehoben werden können. Werden dann electrische Plättchen von der Grenze des von der Osmiumsäure erreichten Theiles des Organes isolirt und mit Hämatoxylin tingirt, so erhält man Präparate, die selbst in Canadabalsam noch sehr gut die letzten feinsten Verästelungen der eigentlichen Endplatte zeigen.

Mit Hülfe dieser verschiedenen Methoden ist es leicht, einerseits über die gröbere Verbreitung der Nervenfasern, andererseits über die Form der eigentlichen electrischen Endplatten in's Klare zu kommen. Für die gröberen Verhältnisse wurden hauptsächlich die Osmiumsäurepräparate, für die feineren die Silberbilder als geeignet befunden.

Kühne ging bei Aufstellung seiner neuen Entladungshypothese von der Beobachtung *Bernstein*'s aus, daß der Strom des ruhenden Nerven beim Reiz sehr plötzlich abnimmt, d. h. als

Curve gezeichnet entweder senkrecht, oder jedenfalls sehr steil abfällt, und zwar entweder die Nulllinie erreicht oder sogar negativ werden kann, daß also in zwei sehr nahe hintereinander liegenden Stellen eines gereizten Nerven verschiedene Electricitätsgrößen, im günstigsten Falle sogar entgegengesetzte Electricitäten vorhanden sein können. Er hat darauf die Formen der motorischen Endplatten einer genauen Prüfung unterworfen und gefunden, daß sich dieselben beim Frosch, Salamander und Triton auf das sehr einfache Schema ⊐ zurückführen lassen, bei welchem die Endigung nur aus zwei untereinander und der Längsaxe der Muskelfaser parallel verlaufenden Fasern besteht, von denen die eine einen um die Entfernung der beiden Fasern längeren Weg zu durchlaufen hat. Die negative Schwankung wird daher in der unteren längeren Faser etwas später ablaufen, durch welchen Phasenunterschied electrische Spannungsdifferenzen zwischen oberer und unterer Faser stattfinden müssen, im günstigsten Falle von zwei einander gegenüberstehenden Punkten der beiden Fasern der eine +, der andere — electrisch sein wird. Da diese beiden Endfasern sehr nahe liegen, so muß ein Ausgleich der entgegengesetzten Electricitäten stattfinden, durch welchen Ausgleich die dazwischen liegende Muskelsubstanz gereizt wird.

Auf ähnliche einfache Verhältnisse wurden auch die complicirter gebauten Endplatten der Reptilien und der höheren Wirbelthiere zurückgeführt und gezeigt, daß dort eher noch günstigere Bedingungen vorliegen, indem sich die Plattenenden oft durch hakenförmige Umbiegungen einander nähern, wodurch sowohl Phasendifferenzen geschaffen werden können, als auch durch Annäherung der letzten Enden der Ausgleich der verschiedenen Electricitäten noch erleichtert wird. Am gleichen Orte wurde auch schon darauf hingewiesen, daß kein Grund vorliege, nicht auch die reich verästelten Endplatten der electrischen Organe von Torpedo in ähnlicher Weise aufzufassen.

Durch meine Beobachtungen an Gold-, Silber- und Osmiumsäurepräparaten kann ich nur bestätigen, daß sich die Verästelungsweise der electrischen Endplatte von Torpedo im Vergleiche mit den motorischen Endplatten der Reptilien und höheren Wirbelthiere auf dieselben Principien zurückführen läßt. (Vergleiche auch die Abbildungen bei *Ranvier* und *Ciaccio*.) Auch hier begegnet man bei der freilich ungleich feiner und reicher verästelten Endplatte den hakenförmig einander zugewendeten letzten Plattenenden, und würde sich die von *Boll*[1]), *Ranvier*[2]) und *Ciaccio*[3]) beobachtete noch feinere Endigung in feinste Stäbchen oder Nägelchen (*Ciaccio*) bestätigen, so würden die Verhältnisse für *Kühne*'s Hypothese noch günstiger sein. Was das Vorkommen von Anastomosen zwischen den Aesten der Endplatte betrifft, so glaubte *Boll* dasselbe für das electrische Organ von Torpedo in Abrede stellen zu müssen. Er glaubt, daß die Anastomosen, die man bei versilberten Endplatten häufig beobachten könne, auf eine unvollkommene Versilberung zurückzuführen seien, da er solche bei Goldpräparaten oder bei Präparaten, die mit der combinirten Gold-Silbermethode hergestellt waren, nicht finden konnte. *Ciaccio* und *Ranvier* geben jedoch das Vorkommen von Anastomosen, wenn auch in geringerem Maaße, als man früher annahm, zu, und ich schließe mich darin der Ansicht der beiden letzteren Forscher an und glaube, daß man auch an Silberbildern Anastomosen

---

[1]) *F. Boll*, Die Structur der electrischen Platten von Torpedo. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 10. 1874. — *F. Boll*, Neue Untersuchungen über die Structur der electrischen Platten von Torpedo. Archiv f. Anatomie, Physiologie und wissenschaftl. Medicin. 1876.

[2]) *M. L. Ranvier*, Leçons sur l'histologie du système nerveux. Bd. II. Paris. F. Savy. 1878.

[3]) *Ciaccio*, Osservazioni intorno al modo come terminano i nervi motori ne' muscoli striati delle Torpedine e delle Razze e intorno alla somiglianza tra la piastra elettrica delle Torpedini e la motrice. Memorie dell' accademia delle Scienze dell' Istituto di Bologna. Serie III, Tomo VIII. 1877.

mit Sicherheit constatiren kann. Gegen den Einwurf, daß Platten mit unvollkommener Versilberung der Beobachtung zu Grunde gelegen hätten, glaube ich dadurch sicher gestellt zu sein, daß ich vielfach auch Anastomosen bei solchen Platten gefunden habe, bei denen die Imprägnation mit Silber entschieden zu stark ausgefallen war, so daß die ganze negative Endplattenzeichnung im Vergleiche mit frischen, oder mit Gold- und Hämatoxylin-Bildern, bedeutend verschmälert, ja stellenweise so eingeengt war, daß einzelne Endästchen der Platte abgeschnürt erschienen. Wenn nun dicht daneben doch noch Anastomosen zu finden sind, so wird man wohl annehmen können, daß deren Zahl im frischen Zustande eher größer, als kleiner gewesen sein muß. In Silberpräparaten, bei denen der richtige Grad der Silbereinwirkung getroffen ist, und solche finden sich unter den nach meiner Methode isolirten viele vor, sind Anastomosen recht häufig zu beobachten. Ist die Versilberung gelungen, so erscheint das ganze isolirte Säulenplättchen ungemein gleichmäßig mit der negativen Endplattenzeichnung erfüllt, und es ist dann nichts zu sehen von weißen Abdrücken der hirschgeweihförmigen Nervenverästelungen, wie solche häufig bei weniger gelungenen Präparaten zu beobachten sind, so daß es sehr schwer ist, die Stellen herauszufinden, an denen der Zutritt der feinen Nervenästchen erfolgt. Es geht daraus zugleich hervor, daß die Nervenverästelung bis zu einem sehr weit gehenden Grad der Verzweigung, etwa dem ganzen von *Wagner* beobachteten Theil der Nervenendigung, noch außerhalb der eigentlichen Endplatte liegt, und erst die schon sehr fein gewordenen Fäserchen in die Endplatte einbiegen, auf welche Verhältnisse übrigens schon *Max Schultze*[1]) aufmerksam gemacht hat.

---

[1]) *Max Schultze,* Zur Kenntniß der electrischen Organe der Fische. 2. Abtheil.: Torpedo. Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle. Bd. 5. 1860. p. 26.

Was mich besonders frappirte, war die ungemein reiche und feine Verästelung der Endplatte, von deren Größenverhältniß ich mir nach den Abbildungen anderer Forscher eine falsche Anschauung gebildet hatte, indem ich mir dieselbe viel zu grob vorgestellt hatte. Hauptsächlich hatte ich nicht gedacht, daß dieselbe so bedeutend viel feiner sei als die Verästelung bei den motorischen Endplatten. Es lag dies wohl daran, daß die electrischen Endplatten ihrer Feinheit wegen nur bei sehr bedeutender Vergrößerung in Abbildungen wiederzugeben sind, während die relativ großen Verhältnisse der motorischen Endplatten schon bei schwächerer Vergrößerung dargestellt werden können. Da man unwillkürlich dennoch Vergleiche zwischen beiden Bildern anstellt, so liegt die Möglichkeit einer solchen falschen Auffassung sehr nahe, und da wohl mancher Forscher, der nicht in der Lage ist, electrische Endplatten selbst zu untersuchen, ähnlich getäuscht werden könnte, so habe ich auf Taf. I, Fig. 1, 2, 3 ein Stückchen einer electrischen Endplatte (Fig. 1), einen Theil einer motorischen Endplatte von Torpedo (Fig. 2), beide nach Silberbildern, und eine motorische Endplatte von Lacerta viridis[1]) (Fig. 3), alle genau auf 1500fache Vergrößerung gebracht, neben einander gestellt.

---

[1]) Die Endplatte von Lac. viridis ist der Arbeit von *Kühne*: „Ueber den feineren Bau der peripherischen Endorgane der motorischen Nerven", *Virchow*'s Archiv, Bd. 29, Taf. XIV, Fig. 5, entnommen und mit Hülfe des Scioptikon genau auf die oben angegebene Vergrößerung gebracht, nachdem mir Herr Geheimerath *Kühne* mitgetheilt hatte, daß die für diese Figur angegebene Vergrößerung damals von ihm sehr genau bestimmt wurde. Die Fig. 2 ist ein Theil einer sehr großen motorischen Endplatte von Torpedo, die durch Versilberung als Negativbild dargestellt wurde. Die vollständige Abbildung derselben wird in einer demnächst von mir erscheinenden Abhandlung über die motorischen Endplatten der Rochen und Haifische wiedergegeben werden. — *Ciaccio* macht in seiner oben citirten Arbeit auf die Aehnlichkeit der electrischen Endplatten von Torpedo mit den motorischen Endplatten von Torpedo und Raja aufmerksam, jedoch

Es gebrach mir leider an Zeit, über die Details der allerfeinsten Endigung, der Punktirung *Boll*'s, der Nägelchen *Ciaccio*'s genauere Untersuchungen anzustellen, ich glaube jedoch, durch das Studium von Plattenquerschnitten bestätigen zu können, daß ein derartiges feineres Structurverhältniß vorhanden ist. Man sieht oft bei Querschnitten durch die Platten, welche die Säulen aufbauen, eine feine Strichelung, von den Durchschnitten der electrischen Endplatte ausgehend, nach dem Inneren der Platte ziehen, welche Strichelchen in einer bestimmten Ebene mit einem kleinen Knöpfchen zu enden scheinen. Da diese Frage aber außerhalb des Bereiches meiner Untersuchungen lag, so sind meine Beobachtungen zu wenig zahlreich, als daß ich zu einer sicheren Entscheidung hätte kommen können.

Der Ausdehnung der Entladungshypothese auf electrische Organe stehen um so weniger Bedenken entgegen, seit *Babuchin* gezeigt hat, daß dieselben im Embryonalleben nichts anderes sind als Muskelfasern, die nur im Gegensatze zu den gewöhnlichen Muskelfasern ihre nervöse Endplatte nicht seitlich, sondern am einen Ende erhalten. Wenn auch bei den electrischen Platten die Querstreifung später schwindet und die ursprüngliche Muskelfaser nur auf eine sehr dünne Platte gallertiger Substanz reducirt wird, so ist es doch *(Kühne)* gestattet, diesen Rest, das Sarkoid, für die restirende Leitsubstanz des Muskels zu nehmen, die mit dem Verluste der Querstreifung die Contractilität einbüßte und nur die electromotorischen Eigenschaften bewahrt hat[1]).

ohne auch zugleich die große Aehnlichkeit mit den durch *Kühne* schon so lange bekannten Endplatten der Reptilien hervorzuheben.

[1]) *Kühne*, Ueber das Verhalten etc., pag. 137—141.

Eine große Differenz zwischen Muskeln und electrischen Organen liegt jedoch in den so sehr verschiedenen electrischen Wirkungen nach außen. Bei den electrischen Organen haben wir es mit bedeutenden Schlägen zu thun, während beim Muskel electrische Wirkungen nur in äußerst geringem Grade nachzuweisen sind. Nach *Kühne* läßt sich diese Differenz dadurch verstehen, daß im Muskel die einzelnen Fasern an sehr verschiedenen Stellen ihre Endplatten erhalten, wodurch die Contractionen innerhalb der verschiedenen Muskelfasern, damit auch die electrischen Schwankungen in untergeordneter Weise ablaufen und sich gegenseitig in ihrer Wirkung nach außen stören und theilweise aufheben, während in electrischen Organen die Innervations- und die electrischen Vorgänge, den geregelten anatomischen Verhältnissen entsprechend, auch in regelmäßiger Ordnung ablaufen können, denn wir können uns ein electrisches Organ aus lauter ganz kurzen Muskeln aufgebaut denken, die aber nicht an der Seite, sondern immer an einem Ende, und zwar an gleichgerichteten Enden ihre Nervenendplatte erhalten. Dadurch werden alle diese hypothetischen Muskeln in gleichem Sinne innervirt und auch die Schwankungswelle muß in allen einsinnig verlaufen.

Durch einen solchen Muskelaufbau wäre jedoch noch nichts erreicht, wenn nicht durch die anatomische Anordnung, durch die Längenverhältnisse der zutretenden Nervenfasern auch eine bestimmte Regulation für die Zeitmomente der Innervation der einzelnen Platten gegeben wäre. Es würde z. B. Nichts erreicht sein, wenn zuerst die mittleren Abschnitte eines solchen Plattensatzes und dann erst die an beiden Enden gelegenen Theile von der Innervation getroffen würden. Es müssen, ein bestimmtes Verhältniß zwischen der Leitungsgeschwindigkeit im Nerven und der Leitungsgeschwindigkeit im Sarkoid vorausgesetzt, je nach diesem Verhältniß entweder alle Platten gleichzeitig, oder, wie

Kühne glaubt, in bestimmter Succession derart innervirt werden, daß die Innervation, an einem Ende der Säule beginnend, in den einzelnen Platten in regelmäßiger Folge in kurzen Zeitdifferenzen hintereinander erfolgt. Daß letztere Bedingung bei gewissen electrischen Organen wirklich erfüllt ist, läßt sich seit *Bilharz*'[1]) Untersuchung über das electrische Organ von Malapterurus nicht mehr bezweifeln. Seine Entdeckung, daß zu dem electrischen Organ jeder Seite nur eine einzige, aus nur einer Ganglienzelle entspringende Nervenfaser zutritt, die längs des ganzen Organes verlaufend durch fortgesetzte Abgabe von Theilästen in regelmäßiger Succession die sämmtlichen Platten des Organes versorgt, kann nur als die beste Stütze für *Kühne*'s Hypothese angesehen werden.

Daß durch solche geregelte successive Innervation auch bei rein muskulösen Organen wirklich stärkere Wirkungen nach außen erzielt werden können, als bei gewöhnlicher Muskulatur, beweisen die Versuche, die *Kühne*[2]) mit schlagenden Herzen, besonders Schildkrötenherzen, angestellt hat. Wir haben es ja bei den sogenannten Muskelfasern des Herzens, deren Contractionen an der Atrioventricular grenze beginnend zu den Papillarmuskeln fortschreiten, nicht mit einfachen Muskelfasern zu thun, sondern die sogenannten Muskelfasern sind zusammengesetzt aus einer großen Anzahl kurzer, aufeinander gesetzter Muskelfasern. Daß die Contractionen von der Atrioventricular grenze beginnend zu den Papillarmuskeln fortschreiten, kann doch nicht anders gedeutet werden, als daß in regelmäßiger Folge immer neue primäre Muskelfasern in Contraction kommen, was selbstverständlich auch eine regelmäßige Succession der Innervation derselben, jedenfalls durch gewisse regulatorische Anordnung der Nerven bedingt,

[1]) *Th. Bilharz*, Das electrische Organ des Zitterwelses. Leipzig. W. Engelmann. 1857.

[2]) *Kühne*, loc. cit. pag. 86.

voraussetzt. *Kühne* hat nun wirklich von sich contrahirenden Herzen secundäre Wirkungen nicht nur auf aufgelegte Nerven, wie früher bekannt, sondern auch auf den curarisirten Sartorius des Frosches erhalten, also electrische Wirkungen nach außen, die jedenfalls schon als ziemlich beträchtliche angesehen werden dürfen.

So offenbar in der Verästelungsweise der electrischen Nervenfaser bei Malapterurus eine regulatorische Einrichtung für durch das ganze Organ regelmäßig ablaufende Entladungen zu erkennen ist, so wenig sind ähnliche Einrichtungen bei den anderen Zitterfischen, dem Gymnotus und Torpedo, bekannt. Ohne solche ist jedoch eine so plötzliche Entladung nicht zu denken, und ich stellte mir die Aufgabe, die electrischen Nerven bei Torpedo auf derartige Verhältnisse hin zu untersuchen. Wenn es mir auch nicht geglückt ist, die Innervation auf so einfache Verhältnisse reduciren zu können, wie bei Malapterurus, so glaube ich doch wenigstens einige Momente gefunden zu haben, die gewiß einen regulatorischen Charakter zeigen. Wie bekannt, durchsetzen die electrischen Nerven die Kiemen und treten als vier große Stämme und ein kleiner Stamm in das electrische Organ ein. Innerhalb desselben verästeln sie sich vielfach und vertheilen sich zwischen den Säulchen des Organes, wobei sie sich immer in halber Höhe der Säulchen halten. Aus diesen gröberen Stämmen und Stämmchen treten einzelne Nervenfasern oder Bündelchen von 3—4 Fasern aus und ziehen in schräger Richtung an die seitliche Oberfläche der Säulchen. Dort angelangt theilt sich jede Nervenfaser mit einem Male in 12—25 einzelne Nervenfasern, es liegen dort jene wundervollen von *R. Wagner* entdeckten Nervenbüsche, denen von den meisten Untersuchern des electrischen Organes merkwürdiger Weise sehr wenig Aufmerksamkeit geschenkt wurde. Bis zu diesem plötzlichen Massenzerfall sollen die Nervenfasern von den Ganglienzellen im Lob. electricus an, während des gan-

zen Verlaufes innerhalb der Stämme ohne Theilung verlaufen (*Ranvier*)[1]), eine Angabe, die ich wegen der Kürze meines Aufenthaltes in Neapel leider nicht nachuntersuchen konnte.

Ein *Wagner*'scher Nervenbusch, von *Ranvier* als „Bouquet de Wagner" bezeichnet, versorgt so viele übereinanderliegende Plättchen einer Säule, als Theilfasern aus ihm entspringen; es liegen mithin für einen kleinen Säulenabschnitt ähnliche Verhältnisse vor, wie sie für das ganze Organ von Malapterurus beschrieben wurden, und von hier ab glaube ich gewisse Regelmäßigkeiten der Nervenverbreitung gefunden zu haben, welche uns dem Verständniß der Entladung der electrischen Organe von Torpedo näher bringen könnten. Ehe ich aber auf die genauere Besprechung dieser Verhältnisse eingehe, möchte ich die Methode beschreiben, mit Hülfe welcher man leicht *Wagner*'sche Bouquets zur Anschauung bringen kann und gleichzeitig in einem Präparate eine größere Anzahl derselben in ihrer gegenseitigen Lage, ihrem Verhältniß zum Säulchen und den Modus ihrer Verästelung überblicken kann.

Man sticht ein scharfes Scalpell neben einem größeren Nervenstamm parallel der Trennungsfläche der Säulchen, also senkrecht zur Fläche des Thieres, ein und führt einen Schnitt in der Richtung des Nervenstammes. Dadurch wird eine Schnittfläche geschaffen, an der die Seitenflächen einer Anzahl von Säulchen freigelegt sind, über deren Mitte quer der Nervenstamm zieht, kleine Aestchen zu den Säulenoberflächen abgebend, die sich dort in die *Wagner*'schen Nervenbüsche auflösen. Diese Methode, so roh sie zu sein scheint, liefert dennoch sehr gut erhaltene Präparate, da die Säulchen mit den anhaftenden Bouquets durch den zwischenliegenden Nervenstamm gegen das Messer geschützt sind. Man findet fast niemals Zerreißungen der Nervenfasern,

[1]) *Ranvier*, Leçons sur l'histologie du système nerveux. Bd. II. p. 202.

sondern fast alle Nervenbüsche im Zusammenhang mit ihren Ursprungsfasern und diese letzteren in Verbindung mit den Nervenstämmen. Das Stück des Organes, an welchem diese Schnittfläche angelegt ist, wird herausgeschnitten, mit der Schnittfläche über ein Gefäß gelegt, welches 1pCt. Osmiumsäure enthält, und nur so lange den Osmiumdämpfen ausgesetzt, bis die Nerven gerade schwarz geworden sind, während das darunter liegende Gewebe der Säulchen noch kaum Osmiumfärbung angenommen hat. Es wird mit Wasser abgewaschen, dann erst in schwächerem, zuletzt in absolutem Alkohol erhärtet, was womöglich ohne jede Verschiebung der Oberfläche zu geschehen hat. Nach der Erhärtung wird die ganze seitliche Oberfläche möglichst dünn mit dem Rasirmesser abgetragen und durch Nelkenöl in Canadabalsam gebracht. Man erhält leicht auf diese Weise Präparate, an denen die Oberflächen von 5—6 Säulchen freigelegt sind, das Gewebe der Säulchen kaum gefärbt ist, während die stark mit Osmium geschwärzten Nerven sich auf's Deutlichste von der Unterlage abheben.

Was bei diesen in situ erhärteten Nervenbüschen sofort auffällt, ist die sehr auffallende immer wiederkehrende Art der Anlagerung der Nervenbüsche an die Säulchen, die von den von *Wagner* gegebenen Zeichnungen und den Beschreibungen *Ranvier*'s wesentlich abweicht. Während *Wagner* die Büsche als häufig medusenhauptförmig den Säulchen anlagernd beschreibt und auch abbildet, und auch *Ranvier* eine solche Form der Anlagerung anführt[1]), muß ich meinen Präparaten nach eine solche Vertheilung in Abrede stellen. Nach meinen Beobachtungen ist der Modus der Verästelung folgender. Erstens ist jeder *Wagner*'sche Busch dazu bestimmt, eine Anzahl von übereinander liegenden electrischen Platten mit Nerven zu versorgen

[1]) *Ranvier*, Leçons sur l'histologie du système nerveux. Bd. II. p. 184.

und zwar so, daß zu jeder Platte ein Theilast, und zwar nur einer dieses Nervenbusches zutritt. Zweitens, daß die Eintrittsstellen der Theiläste, auf das ganze Säulchen bezogen, in einer fast geraden Linie, die parallel der Säulenaxe verläuft, übereinander liegen, wie dies an den Figuren 4, 5, 6, bei schwacher Vergrößerung und an Fig. 7, 8, Taf. I, bei etwas stärkerer Vergrößerung zu sehen ist. (Das Gewebe der Säulchen ist bei diesen Abbildungen nicht gezeichnet; die Richtung der Ebenen der electrischen Platten ist jedoch senkrecht zur Papierebene und die optischen Querschnitte derselben von rechts nach links, also die Säulenaxe mit dem Papier zusammenfallend von oben nach unten verlaufend, zu denken.) Eine Medusenhauptform ist bei dieser Art des Zutrittes der Nervenfasern natürlich nicht möglich und kann nur dann zur Anschauung kommen, wenn durch Druck die Säulchen und die Platten derselben so verschoben sind, daß die Platten zum Theil von der Fläche gesehen werden. Daß dies der Grund ist, geht auf's Deutlichste aus *Wagner*'s Fig. III[1]) hervor, bei der eine ganze Anzahl von Platten, von der Fläche gesehen, vorgelegen hat. Ebenso kann seine berühmte classisch gezeichnete Fig. III B[2]) (von *M. Schultze* in *Stricker*'s Handbuch der Lehre von den Geweben, Bd. I, p. 119, nur zum kleinsten Theil wiedergegeben) nicht als maaßgebend für die hier geschilderten Verhältnisse gebraucht werden, da auch hier das Flächenbild der Platte mit erscheint. Das Gleiche gilt von seiner Fig. II B[3]), bei welcher ebenfalls ein ganzer Platten-

[1]) *Rud. Wagner*, Neue Untersuchungen über den Bau und die Endigung der Nerven und die Structur der Ganglien. Supplement zu den Icones physiologicae von *R. Wagner*. 1847.

[2]) *Rud. Wagner*, Ueber den feineren Bau des electrischen Organs im Zitterrochen. Aus den Abhandlungen der königl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen. Bd. III. 1847.

[3]) Ebenda.

satz vorgelegen haben muß. Dagegen hat ihm offenbar zu Figur VIII[1]) ein ziemlich reines Profilbild gedient. Auch die Abbildung, die *Ranvier*[2]) von einem Bouquet de Wagner giebt, welches durch Osmiumsäure fixirt und jedenfalls einem gut in situ gehärteten Präparate entnommen war, gleicht meinen Zeichnungen, wenn man annimmt, daß die optischen Durchschnitte der Platten von oben nach unten verlaufen.

Bei genauerer Betrachtung der Nervenbüsche ergiebt sich noch ein weiteres Moment, welches, wie ich glaube, für die hier zu entscheidende Frage von Wichtigkeit sein wird. Die Theiläste des Nervenbusches verlaufen nämlich nicht etwa von der Theilungsstelle ausstrahlend auf dem directesten Weg zur oben erwähnten verticalen Ansatzlinie an das Säulchen, sondern immer nur wenige Aeste verlaufen gerade dahin; die meisten zeigen höchst auffallende hakenförmige oder schlingenförmige Umbiegungen und erreichen erst nach längerem oder kürzerem rückläufigen Zuge die Oberfläche des Säulchens (Fig. 4—8; Taf. I). Die nächstliegende Erklärung schien mir die zu sein, daß gar nicht die ganze von mir in den Abbildungen wiedergegebene Figur außerhalb der Säulchen liege, sondern daß die Stellen, an denen die Fasern in die rücklaufenden Theile umbiegen, denjenigen Punkten entsprächen, an denen der Eintritt eines Theilastes ins Innere des Säulchens zwischen die Platten erfolge; allein ich bin von dieser Ansicht zurückgekommen, da der ganze von mir in den Abbildungen wiedergegebene Theil der Nervenbüsche, von Präparaten, bei welchen doch Druck möglichst vermieden wurde, fast vollständig in einer Ebene liegt, und die Färbung mit Osmium sich gleichmäßig über die ganze Figur erstreckt, während im Innern der Säulchen die Nervenfasern kein Osmium aufgenommen haben. Würden die rücklaufenden Fasern

[1]) Ebenda.

[2]) Leçons sur l'hist. du syst. nerveux. Bd. II. pag. 182.

schon solchen Aesten entsprechen, die zwischen den Platten liegen, so müßten auch im Vergleich mit Flächenansichten bei dem mitunter recht beträchtlich langen Verlauf jedenfalls Theilungen daran zu beobachten sein, denn innerhalb der Platten habe ich niemals so lange Stücke von Nervenfasern beobachten können, ohne daß schon mehrfache Theilungen erfolgt wären. Da aber solche Theilungen an diesen rücklaufenden Theilen der Aeste des Nervenbusches niemals zu finden waren, so muß ich den ganzen von mir abgebildeten Theil der Nervenbüsche als außerhalb der Säulchen gelegen annehmen. Aehnliches scheinen auch schon *Wagner* und *Ranvier*, wenn sie auch kein Gewicht darauf legten, gesehen zu haben, denn in ihren Abbildungen sind zweifellos solche rücklaufende Fasern wiedergegeben. Daß Verschiebungen oder Zerrungen an den Primärfasern der Nervenbüsche die Ursache dieser eigenthümlichen Formen gegeben haben sollten, scheint mir deßhalb nicht wahrscheinlich, weil es doch ein sehr auffallender Zufall sein müßte, wenn die Verschiebung immer in der gleichen Art und Weise zu Stande kommen sollte; auch ist es mir an solchen Präparaten, die ich längere Zeit in Wasser wieder erweicht hatte, nicht gelungen durch Zug an den Primärfasern in verschiedenen Richtungen, die oben beschriebene Configuration zu verändern; mir scheinen eher die rücklaufenden Theile der Theilfasern in dem die Säulchen überziehenden Bindegewebe zu verlaufen und durch dieses in ihrer Lage fixirt zu sein. —

Es liegt nun die Frage sehr nahe, ob in dieser eigenthümlichen Nervenvertheilung nicht ein Moment liege, welches für die Entladung des Organes von Bedeutung ist. Wenn wir die Anordnung der Nervenbüsche betrachten, so scheint mir jedenfalls eine Form des Verlaufes der Theiläste ausgeschlossen, nämlich diejenige, wie sie in dem Schema Fig. 9, Taf. I, ausgedrückt ist, in dem die Längen der Theiläste vom Ursprung aus der Primärfaser bis zum Eintritt in die Platten den directesten Ver-

bindungen entsprechen; daß also diejenigen Platten, welche dem Ursprung des Nervenbusches zunächst liegen, durch die kürzesten Fasern versorgt würden, und sich nach beiden Seiten immer längere Fasern anschließen. Diese Form würde auch die für die Regulation der Erregung entschieden ungünstigste sein, denn mögen nun vor dem Zerfall in Nervenbüsche schon regulatorische Vorrichtungen existiren oder nicht, wir müssen doch jedenfalls von diesem Punkt aus, von dem also eine große Anzahl Fasern unter gleichen Bedingungen entspringt, solche Vorrichtungen finden können, und nach der oben erwähnten Form würden sowohl in höher gelegenen wie in tiefer gelegenen Platten die Erregungen später eintreten, als in den in der Mitte gelegenen Platten des betreffenden Säulenabschnittes. Sollte trotzdem eine Regulation vorhanden sein, so müßte dies durch complicirte Verhältnisse der Nervenvertheilung in den Platten selbst ausgeglichen werden, die wir, wie ich später zeigen werde, nicht anzunehmen genöthigt sind. Die immer wiederkehrende Form der Nervenbüsche scheint mir vielmehr dem Schema Fig. 10 zu entsprechen, bei dem gerade durch die Hakenbildung eine Regulirung der Nervenlängen bis zum Eintritt in die Säulen ermöglicht wird. Da bei dem meist etwas geschlängelten Verlauf und dadurch, daß viele Fasern, von anderen verdeckt, nicht in ihrem ganzen Verlauf übersehen werden konnten, natürlich genaue Messungen nicht möglich waren, so ist es mir nicht gelungen, mir eine sichere Ansicht zu bilden. Es könnten ebensogut die Längenverhältnisse der Nerven so geregelt sein, daß alle Entfernungen von der Theilungsstelle bis zur Ansatzlinie gleich groß sind, als daß die Längen von Theilfaser zu Theilfaser je um ein kleines zu- oder abnehmen, wodurch für die Erregungswellen regelmäßige Phasendifferenzen geschaffen würden. Da es sehr nahe liegt, die Innervation eines solchen von je einer Primärfaser versorgten Säulenabschnittes mit derjenigen des ganzen electrischen Organes von Malapterurus zu

vergleichen, so ist man natürlich sehr versucht, die dort leicht verständliche successive Längenzunahme der Nervenäste von Platte zu Platte, hier in der beschriebenen Ansatzform der Nervenbüsche zu suchen. Oberflächliche Schätzungen der Längenverhältnisse scheinen mir für diese Annahme zu sprechen, und wenn es auch nicht sicher nachgewiesen werden kann, so liegt doch jedenfalls die Möglichkeit vor, daß die theoretisch verlangte Phasendifferenz hier zu suchen ist.

Wenn es mir auch nicht gelungen ist, diese Frage zur Entscheidung zu bringen, so bin ich wenigstens in der Lage, über einige andere Punkte bestimmtere Angaben machen zu können. Wie ich oben schon erwähnte, liegen die Punkte, an denen der Eintritt der Nervenfasern in die Säulchen, also der Zutritt zu den Platten, erfolgt, in einer parallel zur Säulenaxe verlaufenden fast geraden Linie übereinander, und zwar ist dies nicht nur für die Theiläste eines Nervenbusches, sondern sehr häufig für die Eintrittsstellen der Aeste von 3—4 übereinander liegenden Nervenbüschen der Fall, wie dies aus den Fig. 4—6, Taf. I, ersichtlich ist. Dieses Verhältniß wiederholt sich immer wieder, und dem entsprechend finden wir eine sehr merkwürdige Thatsache, wenn wir an Flächenansichten die Verästelung der Nerven in benachbarten Platten miteinander vergleichen. Am besten dienen zu dieser Beobachtung Plättchen, welche durch die Anfangs der Arbeit angegebene Methode mit angesäuertem Drittel-Alkohol und nachträglicher Osmiumsäurefärbung isolirt erhalten wurden, und zwar sind solche Präparate zu wählen, bei denen die Isolation nicht ganz vollständig erreicht ist, sondern noch mehrere, zwei, drei, auch mehr Plättchen im Zusammenhang geblieben sind. Man wählt zur Isolation am besten ganz kleine Thiere, oder auch ausgetragene Embryonen, weil dabei die kleineren Plättchen leichter zu übersehen sind und auch besser ohne Falten ausgebreitet werden können. Isolirte Platten von größeren Thieren,

bei denen übrigens die Verhältnisse die gleichen sind, sind immer schlüsselförmig gewölbt und müssen, um glatt ausgebreitet zu werden, an der Peripherie mehrmals eingeschnitten werden.

Den Profilbildern entsprechend finden wir bei Betrachtung solcher Doppelplatten, oder eines größeren Plattensatzes, von der Fläche nun auf's frappanteste bestätigt, daß die Stellen des Eintrittes der Nerven zwischen die Platten direct übereinander liegen, und zwar habe ich dies selbst noch an solchen Präparaten constatiren können, bei denen bis zu sieben Platten übereinander lagen. Die Beobachtung der Flächenbilder bestätigt also vollkommen die Verhältnisse, wie sie aus Profilbildern zu schließen waren; was aber an letzteren natürlich nicht wahrgenommen werden konnte, ist die Thatsache, daß nicht nur die Eintrittsstellen der Nervenfasern übereinander liegen, sondern daß auch die ganze Verästelung derselben bis zu verhältnißmäßig schon sehr feinen Aestchen in übereinander liegenden Platten so ähnlich, man kann fast sagen, congruent verläuft, daß man manchmal meint, in der Nervenverästelung der einen Platte das Spiegelbild der anderen zu sehen. Die Fig. 11—15, Taf. II, die theils Doppelplatten, theils dreifachen Platten entnommen sind, können dies besser demonstriren, als sich dies mit Worten beschreiben läßt. Selbst bei größeren Plattensätzen von etwa 6 bis 7 übereinander liegenden Platten kann man sich noch von der großen Uebereinstimmung überzeugen, soweit dies bei der Dicke des Präparates möglich ist. Da geringe Verschiebungen der Platten gegeneinander nicht vollkommen vermieden werden können, so ist wahrscheinlich im normalen, frischen Zustande die Congruenz eher noch größer als in den hier gegebenen Zeichnungen. In der Litteratur habe ich außer bei *Savi*[1]) keine An-

[1]) *Paul Savi,* Etudes anatomiques sur le système nerveux et sur l'organe électrique de la Torpille. Anhang zu: *Matteucci,* Traité des phénomènes électro-physiologiques des animaux. Paris. Fortin, Masson et Cie. 1844.

gabe über dieses merkwürdige Factum gefunden, und es ist auffallend, wie *Savi*, der doch noch im Fehler der geschlossenen Endnetze befangen war, in dieser Beziehung gewiß richtig beobachtet hat. In seiner Fig. 3, Taf. I, die auch von *Ranvier* im Système nerveux reproducirt ist, giebt er das Bild einer Doppelplatte, die zur Demonstration seiner Endnetze dienen soll. Während er die nach seiner Meinung ungefähr hexagonalen Maschen einer Platte unter sich nicht ganz gleich zeichnet, so bildet er die correspondirenden Punkten beider Platten entsprechenden Maschen mit fast vollkommener Congruenz ab. Er spricht sich auch schon direct über diesen Punkt im Sinne einer auffallenden Uebereinstimmung der Nervenverbreitung in übereinander liegenden Platten aus. Er sagt (loc. cit. p. 323): „Quant aux rapports qui existent entre les mailles des diaphragmes les plus voisins, je crois, comme je l'ai déjà annoncé au congrès de Florence, que la disposition de ces mailles est identique, de manière à produire la coïncidence des côtés et des angles de celles qui se trouvent placées soit en-dessous soit au-dessus l'une de l'autre". — Wenn er auch die letzten Verzweigungen der Nervenfasern nicht erkannt hatte, so war ihm doch zweifelsohne schon die Congruenz der Nervenverästelung benachbarter Platten aufgefallen. Daß die späteren Beobachter darüber keine Angabe machen, ist dadurch erklärlich, daß das Streben der Forscher in der letzten Zeit mehr auf Ergründung der allerletzten Nervenenden in den electrischen Endplatten gerichtet war. Auch an Querschnitten, die nach guter Einbettung in Paraffin oder Gummiglycerin erhalten waren, konnten diese Verhältnisse bestätigt werden. War der Schnitt so geführt, daß er die Platten genau senkrecht traf und zufällig auch das Verästelungsgebiet eines Nervenbusches so durchsetzte, daß größere Nervenfaseräste im reinen Querschnitte getroffen waren, so konnte ich im günstigsten Falle Querschnitte von Nervenfasern zwischen den Platten

bis zu 10—12 in einer geraden Linie genau übereinander liegend vorfinden. Die Fig. 11—13 zeigen Doppelplatten, an denen die Congruenz der Verästelung eine sehr weitgehende ist und bei vielen Aesten selbst bis in verhältnißmäßig sehr feine Zweige verfolgt werden kann. Für die gröberen Fasern gilt das Gleiche von den dreifachen Platten. Der in Fig. 14 abgebildete Plattensatz demonstrirt dies für einzelne Aeste sehr gut; leider war an einer Stelle die unterste Platte nicht vollständig gefärbt (in der Zeichnung auch heller gehalten), so daß Theile der Verästelung nicht gezeichnet werden konnten, so weit jedoch die Verbreitung der Nerven kenntlich war, ist auch dort die Congruenz zweifellos. Bei Fig. 15 zeigt sich für die nach oben und nach rechts gehenden Aeste ein fast vollständig gleicher Verlauf in den drei Platten, während für die nach links gehende Verästelung in der untersten Platte eine kleine Abweichung vorkommt, indem die erste secundäre Theilfaser etwas näher am Eintritt entspringt, als die entsprechende der beiden oberen Platten. Die Abweichung wird aber dadurch corrigirt, daß die betreffende Nervenfaser unter etwas spitzerem Winkel entspringt, wodurch ihr Verästelungsgebiet doch wieder fast genau unter dasjenige der entsprechenden Aeste der beiden oberen Platten zu liegen kommt. Solche Abweichungen sind mir mehrfach begegnet, ich bin aber durch dieselben eher noch in meiner Ansicht hier einem für die Entladung wichtigen Structurelement gegenüber zu stehen bestärkt worden, denn ich fand die Abweichungen von der Congruenz immer der Art, daß in ihnen gleichzeitig auch eine Correctur gefunden wird, wodurch das Princip der gleichen Nervenvertheilung in benachbarten Platten wieder hergestellt wird. Als sehr demonstratives Beispiel hierfür kann Fig. 16 dienen, bei welcher solche Abweichungen fast als Princip durchgeführt sind. Zieht die Nervenfaser in der oberen Platte etwas mehr rechts, so geht die der unteren links; kehrt an einer Verästelungsstelle die obere wieder

nach links zurück, so macht die untere eine entsprechende Knickung nach rechts und so mehrmals hin und herschwankend, kreuzen sich beide mehrmals, welche Erscheinung sich auch in den secundären Zweigen wiederholt. Die Abweichungen sind aber immer so, daß die Entfernungen von den Eintrittsstellen bis zu den Punkten, an denen die Kreuzungen erfolgen, für die Fasern der oberen und unteren Platte annähernd die gleichen sind.

Zu welchen Schlüssen berechtigen diese Beobachtungen? Die Congruenz der Nervenverästelung in den übereinander liegenden Platten eines ganzen Plattensatzes kann meiner Meinung nach für die Entladung nur die Bedeutung haben, daß, von den Eintrittsstellen der Nervenfasern in die Säulchen an gerechnet, die Erregung oder die Schwankungswelle des Nervenstromes in benachbarten Platten in ganz gleicher Weise abläuft. Dieser Vorgang würde für benachbarte Platten auch zu gleicher Zeit stattfinden, wenn durch die oben beschriebene Verzweigungsart der Nervenbüsche gleich lange Theiläste geschaffen wären; er würde in regelmäßiger Succession nacheinander die Platten treffen, wenn eine solche durch die relativen Längen der Theilfasern bedingt wäre, eine Frage, die ich, wie ich oben bemerkte, nicht entscheiden konnte.

Wie die Vergleichung der Nervenverästelung verschiedener Platten untereinander zum Nachweis eines regulatorischen Princips geführt hat, so gelang es, auch für die scheinbar sehr unregelmäßige Verästelung innerhalb ein und derselben Platte ein bestimmtes Vertheilungsprincip zu finden. Die Theilfaser des Nervenbusches tritt am Rande der Platte ein, zieht eine Strecke weit ungetheilt nach dem Innern und zerfällt dann durch vielfache meist dichotomische, seltener dreifache Theilungen in die von *Wagner* schon beschriebene hirschgeweihförmige Figur. Die letzten Aestchen dieser treten dann erst in die eigentliche electrische Endplatte ein. Um den Raum neben der ungetheilten

Anfangsstrecke der in die Platte tretenden Nervenfaser mit Nerven zu versehen, machen meist schon nach der zweiten Theilung größere Zweige eine stark rückläufige Bewegung; sie biegen sich nach der Eintrittsstelle zurück, wo sie sich in die feineren Zweige auflösen. Aehnliche rücklaufende Zweige kehren auch bei den feineren Verästelungen immer wieder, und es wird dadurch eine weitere regulatorische Einrichtung bedingt. Durch Messungen ergiebt sich nämlich, daß die Entfernungen von der Eintrittsstelle bis zu den Enden der hirschgeweihförmigen Figur *Wagner*'s, also bis zu den Punkten, an denen die Nervenfasern in die eigentlichen Endplatten eintreten, für alle Endästchen innerhalb des Verbreitungsgebietes einer Theilfaser die gleichen sind; daß z. B. in den Fig. 17, 18, Taf. II, die Entfernungen $abcde = abcde_{,} = abcde_{,,} = abcd,e_{,,,} = abc,d_{,,}e_{5}$ u. s. w. immer dieselben sind. Diese Verhältnisse lassen sich auch an den übrigen Figuren, z. B. Fig. 11, 12, 13, controliren, sind aber natürlich dort nicht so genau, da bei den mehrfachen Platten die feinsten Verzweigungen nicht immer ganz vollständig wiederzugeben waren. Man wählt zur Beobachtung dieser Verhältnisse am besten ebenfalls kleinere Thiere oder nahezu ausgetragene Embryonen, da bei den Platten großer Exemplare die Verästelung zu complicirt ist, um bequem übersehen werden zu können. Aber auch bei diesen kann man durch Messungen das Gleiche constatiren. Die Platten, welche zu diesen Beobachtungen verwendet wurden, waren auf gleiche Weise wie die Doppelplatten, mittelst angesäuertem Drittel-Alkohol und Osmiumfärbung hergestellt, nur war die Färbung durch nachträgliche Hämatoxylinfärbung noch präciser gemacht. Wenn man bei schwacher Vergrößerung eine größere Anzahl ganzer unversehrter Platten durchmustert, so sieht man, daß nicht etwa die ganze Platte von einer zutretenden Nervenfaser versorgt wird, sondern es treten zu den meist sechsseitigen Plättchen in der großen Mehrzahl der Fälle sechs

Nervenfasern (seltener fünf oder sieben), aus sechs verschiedenen *Wagner*'schen Endbüschen entspringend, in ziemlich gleichen Abständen an die Peripherie heran, und jede Faser versorgt ungefähr $^1/_6$ der ganzen Platte. Auch darin liegt ein Moment für die gleichmäßige Erfüllung der Platte mit Nervenelementen, denn denken wir uns ein regelmäßiges Sechseck in sechs gleichseitige Dreiecke zerlegt, zu jedem Dreieck in der Mitte der Seite eine Nervenfaser zutretend, dieselbe ungetheilt bis $^1/_3$ der Höhe, also bis zum Mittelpunkt des Dreiecks verlaufend, so ist verständlich, daß von diesem Punkt aus am leichtesten eine gleichmäßige Raumerfüllung möglich ist. Mit dieser theoretischen Nervenvertheilung stimmt nun in vielen Fällen die factische Ausbreitung sehr nahe überein; fast immer in den Fällen, in denen die Nervenfaser nicht an einem Winkel des Sechsecks, sondern in der Mitte einer Seite eintritt. Treten die Fasern, was ebenfalls häufig vorkommt, an einem Winkel ein, so verlaufen sie dann meistens etwas weiter ungetheilt. Dies auf das hypothetische Verbreitungsgebiet bezogen, stimmt auch, indem nun zwei Hälften zweier gleichseitigen Dreiecke, also zwei rechtwinklige Dreiecke, die mit ihren Hypothenusen aneinander gelagert sind, zu versorgen sind. Da für diesen Fall der Mittelpunkt des so gebildeten Vierecks nahe der Mitte der gemeinsamen Hypothenuse liegt, so haben wir auch hier ein Analogon für den etwas längeren ungetheilten Verlauf der Theilfaser.

Fragt man sich, was durch diese Anordnung erreicht ist, so kann die Antwort nur darin bestehen, daß an allen Endpunkten der hirschgeweihförmigen Figur, die einer Theilfaser zugehören, also in je $^1/_6$ einer Platte, die Erregung zu gleicher Zeit anlangt.

An diesen Stellen ist aber der Eintritt der Nervenfasern in die eigentliche electrische Endplatte, und auf diese kann, da sie, wie ich im Anfang erwähnt habe, im Princip auf die motorischen Endplatten zurückzuführen ist, die *Kühne*'sche Entladungshypothese ohne Schwierigkeit übertragen werden.

In Vorhergehendem glaube ich auf einige Momente hingewiesen zu haben, die uns dem Verständniß für die Möglichkeit einer plötzlichen Entladung des electrischen Organes näher bringen; ich bin jedoch weit entfernt, zu glauben, daß dadurch die schwierige Frage klar gestellt sei; denn es sind noch genug Punkte vorhanden, für die bis jetzt eine Anordnung, die einen geregelten Erregungsablauf erklären könnte, nicht gefunden werden konnte. Wie ich oben bemerkte, treten zu jeder Platte in den meisten Fällen sechs Nervenfasern (seltener fünf oder sieben), so daß in jeder Platte eigentlich sechs electrische Endplatten enthalten sind, und zwar sechs Endplatten, von denen jede ihre Nervenfaser aus einem anderen *Wagner*'schen Nervenbusch bezieht. Diese sechs in einer Platte liegenden Endplatten müssen nun nothwendig gleichzeitig innervirt werden, denn ohne dies wäre eine Entladung nicht denkbar, es müssen also regulatorische Vorrichtungen vorhanden sein für die relative Innervation der sechs an einer Platte betheiligten *Wagner*'schen Nervenbüsche. Wo diese zu suchen sind, ist mir nicht gelungen nachzuweisen. Möglicherweise verlaufen die Nervenfasern in den Stämmen doch nicht ganz ohne Theilungen, und es könnten die Primärfasern der sechs Nervenbüsche durch Theilung aus einer ursprünglichen Nervenfaser entstanden sein; ferner könnten die Längen der Nervenfasern für die sechs Nervenbüsche vom Centralorgan bis zum Zerfall die gleichen sein; endlich könnte auch im Centralorgan selbst schon eine Regulation dafür vorhanden sein. Die Analogie der electrischen Platten mit Muskelfasern wird durch das Vorhandensein von sechs getrennten Endplatten nicht alterirt, da es ja, wie dies neuerdings wieder von *Kühne* hervorgehoben wurde, und ich selbst oft genug Gelegenheit hatte, auf's bestimmteste zu constatiren, ganz zweifellos ist, daß eine Muskelfaser mehr als eine Nervenendigung haben kann.

Ein zweiter Punkt, der noch unklar ist, ist folgender. Eine

electrische Säule wird nicht in ihrer ganzen Höhe von einem Nervenbusch versorgt, sondern es sind daran eine ganze Anzahl übereinander liegender betheiligt. Wenn nun auch für jeden einzelnen Nervenbusch eine Regulation sehr wahrscheinlich gemacht werden konnte, so fehlt doch der Nachweis einer geregelten Innervation der übereinander liegenden Nervenbüsche. Eine solche müßte der Hypothese nach eine den Verhältnissen bei Malapterurus entsprechende Längenabstufung der verschiedenen Primärfasern sein. Auch dafür könnten Theilungen in den Stämmen und ein etwas verschiedener Verlauf der Aeste, vielleicht auch Regulation im Centralorgan heranzuziehen sein. Ganz unverständlich ist mir geblieben, wie es möglich ist, daß alle Säulchen des Organes gleichzeitig entladen werden, denn dann müßten die Nervenfasern, welche die dem Centralorgan zunächst liegenden Säulchen versorgen, gerade so lang sein wie diejenigen, welche zu den entferntesten zutreten. Dies wäre nicht anders möglich, als daß sie zu den naheliegenden Säulchen erst auf größeren Umwegen gelangten. Ein dem entsprechender Verlauf der Nervenstämmchen ist jedoch nicht vorhanden. Es müssen also entweder im Centralorgan regulatorische Apparate dafür gesucht werden, oder es existiren überhaupt keine solche und es würden factisch nicht alle Säulchen vollkommen zu gleicher Zeit entladen, sondern nacheinander, wenn auch in sehr kleinen Zeitintervallen. Vielleicht liegt darin die Erklärung der Thatsache, daß der electrische Schlag eines Torpedo die aufgelegten Hände nicht blitzartig durchzuckt, wie etwa der Schlag einer Leydener Flasche, sondern ein Gefühl erzeugt, welches mehr als starkes Prickeln, das eine gewisse, wenn auch sehr kurze Dauer hat, bezeichnet werden muß, und daß der electrische Schlag bei Torpedo und Gymnotus von *Marey* [1]) mit Hülfe des Signals von *Deprez*

[1]) *E. J. Marey,* Sur les caractères des décharges électriques de la torpille. Compt. rend. Bd. 84.

und des Telephons[1]) auch thatsächlich discontinuirlich gefunden wurde.

Der mir nur kurz zugemessene Aufenthalt in Neapel erlaubte mir leider nicht auf diese noch unklaren Punkte meine Untersuchungen auszudehnen; daß es mir dennoch gelang, die in dieser Arbeit beschriebenen Beobachtungen anzustellen, die, wie ich glaube, etwas zum Verständniß der Entladung der electrischen Organe beitragen können, war mir nur dadurch ermöglicht, daß ich von Herrn Professor *Dohrn* und den Herren Assistenten der zoologischen Station auf das liebenswürdigste unterstützt wurde. —

---

[1]) Derselbe. Nouvelles recherches sur les poissons électriques; caractères de la décharge du Gymnote; effets d'une décharge de Torpille, lancée dans un téléphone. Compt. rend. Bd. 88.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Theil einer electrischen Endplatte von Torpedo nach einem Silberpräparat. Vergrößerung genau 1500.

Fig. 2. Theil einer motorischen Endplatte von Torpedo, Silberpräparat. Vergrößerung genau 1500.

Fig. 3. Motorische Endplatte von Lacerta viridis, nach einer Abbildung von *Kühne* genau auf 1500fache Vergrößerung gebracht.

Fig. 4—6. *Wagner*'sche Nervenbüsche (Bouquets de Wagner). Nach Osmiumpräparaten. *Hartnack*, Syst. II.

Fig. 7, 8. *Wagner*'sche Nervenbüsche, Osmiumpräparate. *Hartnack*, Syst. IV.

Fig. 9, 10. Schematische Zeichnungen der Ansatzform der Nervenbüsche an den Säulchen.

Fig. 11—13. Doppelplatten und

Fig. 14, 15. Dreifache übereinander liegende electrische Platten mittelst angesäuerten Drittel-Alkohols isolirt und mit Osmiumsäure gefärbt. (Zur Demonstration der Congruenz der Nervenverästelung in benachbarten Platten.)

Fig. 16. Doppelplatte. (Abweichung von der Congruenz der Nervenverästelung und Correctur derselben.)

Fig. 17, 18. Isolirte Platten. (Angesäuerter Drittel-Alkohol, Osmiumsäure, Hämatoxylin.) Gleichmäßige Raumerfüllung mit Nervenenden.

Die Fig. 4—8, 11—18 sind genau mit dem Zeichenprisma copirt, 11 bis 18 mit *Hartnack*, Syst. 4, Ocul. II oder III.

Untersuchung der Fleischextracte verschiedener Fische und Wirbellosen.

Von

C. Fr. W. Krukenberg.

Das Fleisch der Fische ist mehrfach Gegenstand der chemischen Elementaranalyse gewesen. Der Frage nach dem Nährwerthe desselben, welche besonders in jüngster Zeit so lebhaft discutirt wurde, verdanken jene Arbeiten[1]) nach den Aussagen ihrer Verfasser vorzugsweise die Entstehung. Naturgemäß läßt sich aber aus der elementaren Zusammensetzung eines Fleisches allein dessen Nährwerth nicht erschließen; Vorbedingung ist, daß man weiß, in welcher Verbindung der Stickstoff, der Phosphor, die Metalle etc. in dem Fleische enthalten sind. Man muß, bevor eine Beurtheilung der Resultate der Elementaranalysen unternommen werden kann, Kenntniß davon besitzen, ob der gefundene Stickstoff sich thatsächlich vorzugsweise als ein Bestandtheil

[1]) Vgl. *Payen*, Compt. rend. T. 39. 1854. p. 318—321.

Chittenden, R. H., On the chemical composition of the flesh of Hippoglossus americanus. American journal of science and arts. T. 13. 1877. S. 123 ff.

Almén, Aug., Analyse des Fleisches einiger Fische. Nova acta regiae societatis Upsaliensis in memoriam quatuor sæculorum ab Universitate Upsaliensi peractorum. Vol. extra ordinem editum. Upsaliae. 1877.

Ein besonderer Werth dürfte den quantitativen Bestimmungen des Wassers, der festen Theile, der Asche und des Fettes im Fischfleische, welche in diesen Arbeiten niedergelegt sind, zukommen. *J. E. Schloßberger*'s „Vergleichend-chemischen Untersuchungen über das Fleisch verschiedener Thiere" (Stuttgart. 1840. 55 Seiten) wird gegenwärtig kaum noch ein wissenschaftliches Interesse abzugewinnen sein.

nährender Eiweißkörper, wie stillschweigend vorausgesetzt wurde, oder des Kreatins, und nicht z. B. des Harnstoffs — wie es bei den Selachiern der Fall ist — im Fleische findet, in welcher Verbindung der Phosphor in den Muskeln vorhanden ist u. dgl. m. Und wie die Ergebnisse der zahlreichen Elementaranalysen des Fischfleisches in ihrer Exclusivität sich für sanitäre Zwecke als unbrauchbar erweisen, befriedigen sie in noch geringerem Grade das wissenschaftliche Interesse, welches sich auf den Vergleich des Fischfleisches mit dem höherer Thiere richtet.

Wie aus der von mir in einer früheren Arbeit[1]) zusammengestellten Literatur über die chemischen Untersuchungen des Fischfleisches ersichtlich ist, fehlt es zwar keineswegs gänzlich an Arbeiten, welche die Auffindung der näheren organischen Bestandtheile (Glycogen, Inosit, Kreatin, Kreatinin, Xanthin, Hypoxanthin, Taurin, Harnstoff, Milch- und Inosinsäure) des Fischfleisches bezweckten, aber diese Untersuchungen, welche ich selbst auf zwei als Nahrungsmittel wichtige Süßwasserfische (Cyprinus carpio und Perca fluviatilis) ausdehnte, beschränken sich bislang auf wenige und zum großen Theil auf ungewöhnliche Fischarten und haben qualitativ so bedeutende Differenzen ergeben, daß es mir nicht nur erforderlich schien, das Fleisch von möglichst vielen Fischspecies auf Harnstoff, sondern auch auf seinen Gehalt an den anderen organischen nicht albuminösen Fleischbestandtheilen zu untersuchen. Bei der Mangelhaftigkeit der Darstellungsmethoden dieser Substanzen aus den Muskeln sind derartige Untersuchungen wohl weniger von quantitativ practischem als von wissenschaftlichem Werthe; doch auch der erstere dürfte ihnen nicht ganz fehlen. So schien es mir z. B. wichtig zu wissen, ob das Fleisch der den Rochen und Haien nächstverwandten Fische,

[1]) *Krukenberg,* Vergleichend-physiolog. Beiträge zur Chemie der contractilen Gewebe. Unters. a. d. physiol. Inst. d. Univ. Heidelberg. Bd. III. S. 187—220.

der als Speise so geschätzten Störe, durch denselben hohen Harnstoffgehalt ausgezeichnet sei, wie das der Selachier; ferner schien es mir von practischem Werthe in Erfahrung zu bringen, ob das theuer bezahlte, weil höchst schmackhafte Fleisch mancher Scomberoïde — wie z. B. das von Luvarus imperialis, von welchem das Kilo auf dem Fischmarkte zu Triest mit 3 österr. Gulden bezahlt wurde — durch den Gehalt an bestimmten, chemisch nachweisbaren Stoffen von dem Fleische anderer Fische erheblich abwich; auch lag mir daran, zu wissen, ob die verschieden gefärbten Fleischarten ein und desselben Thieres, deren auffällig verschiedene Schmackhaftigkeit bei Fischen (besonders beim Thunfische) wie beim Geflügel allgemein bekannt ist, Differenzen der chemischen Zusammensetzung erkennen ließen.

Noch bestimmender als diese practischen Gesichtspunkte waren für mich die theoretischen. Seitdem ich in Uebereinstimmung mit mehreren anderen Forschern gefunden hatte, daß von den typischen Bestandtheilen der Wirbelthiermuskeln in den contractilen Geweben verschiedenster Wirbelloser nichts nachzuweisen ist, war es erforderlich, die Grenzen dieser so auffallenden Abweichungen genauer festzustellen. Die Untersuchungen mußten deshalb einerseits auf das am niedrigsten organisirte Wirbelthier (Amphioxus), anderseits auf Repräsentanten der noch ununtersucht gebliebenen Typen, Classen und Ordnungen unter den Wirbellosen ausgedehnt werden. Ferner hatte ich einen in seinem Vorkommen in den Wirbelthiermuskeln meist als constant betrachteten Muskelstoff — den Inosit — sowohl im Karpfen- wie im Barschfleische vermißt; über seine Verbreitung bei den Wirbelthieren Näheres in Erfahrung zu bringen, war deshalb für mich ein zweites Object eingehender Untersuchung. Diesen Fragen gesellten sich im Laufe der Untersuchung noch manche andere hinzu, die im Folgenden erst Erörterung finden können; die erwähnten Momente werden aber, wie ich glaube, schon allein aus-

reichen, die Gesichtspunkte, welche ich bei dieser Arbeit im Auge hatte, zu kennzeichnen.

Das reichhaltige Material zu meinen Untersuchungen wurde mir wiederum von der k. k. Zoologischen Station zu Triest bereitwilligst zur Verfügung gestellt, wo ich dasselbe auch präpariren und, in absolutem Alkohol conservirt, transportfähig machen durfte. Für die mir dazu gütigst ertheilte Erlaubniß bin ich Herrn Professor *Claus* zu besonderem Danke verpflichtet. Eine große Anzahl von Amphioxus lanceolatus lieferte mir die zoologische Station in Neapel, der ich ebenfalls für die ausgezeichnete Conservirung des Materiales meinen Dank auszusprechen mir erlaube.

Es ließ sich nicht vermeiden, daß nur Fische, wie sie auf den Markt gebracht werden, und nicht unmittelbar nach dem Fange zur Untersuchung verwendet wurden. Obgleich ich immer das frischeste Material auswählte, so scheint doch auch dieses nicht allen Ansprüchen zu genügen, da z. B. das Glycogen in dem verdünnten alkoholischen wie wässrigen Auszuge des Fleisches wohl nur wegen seiner nicht lebensfrischen Beschaffenheit von mir stets vermißt wurde. Um derartigen Uebelständen und Zufälligkeiten nach Kräften zu entgehen, habe ich in einzelnen Fällen mehrere Fleischportionen verschiedener Exemplare derselben Art gesondert conservirt und für sich untersucht, und die Untersuchung andrerseits auf mehrere Arten aus derselben Familie ausgedehnt. Die Fülle des untersuchten Materiales mußte so in einigen Fällen die Bündigkeit eines einzelnen Versuchsergebnisses ersetzen. Die Wiederholung der Versuche an mehreren Fleischportionen von ein und derselben Fischspecies war bisweilen schon deshalb dringend nothwendig, weil sich die bei Zusatz der essigsauren Bleisalze entstandenen Umsetzungsproducte aus mir unbekannt gebliebenen, jedenfalls aus sehr verschiedenen Gründen oft durch Filtration aus der Fleischbrühe durchaus nicht entfernen

lassen, und selbst das Schwefelblei alsdann trotz der zu seiner Beseitigung von mir angewandten verschiedenartigsten Manipulationen in dem Fleischsafte äußerst fein suspendirt, um nicht zu sagen, gelöst bleibt.

Da meine bereits oben citirte Abhandlung über das von mir eingeschlagene Versuchsverfahren die genaueren Angaben enthält, so will ich hier nur auf die Reinigungsweise der Extracte des Fischfleisches von Phosphaten und auf die Abscheidung des eventuell vorhandenen Inosits aus ihnen etwas näher eingehen.

Die wässrigen Auszüge des Fleisches von Knochenfischen — seltener von Knorpelfischen (Petromyzon, Mustelus lævis, Torpedo, Acipenser) — nehmen auf Zusatz von neutralem essigsaurem Blei eine milchige Beschaffenheit an. Vorausgegangene gründliche Extraction des Fleisches mit kaltem und siedendem Alkohol wie mit Aether verhindert diese feine Suspension der Bleiverbindungen nicht. Bei den Fleischauszügen einiger Fischarten gelang es mir durch längeres Erwärmen (Amphioxus, Torpedo, Lichia, rothe Muskeln von Pelamys sarda) oder durch Abdampfen des Fleischsaftes auf dem Wasserbade und nachheriges Auskochen des Verdampfungsrückstandes mit Wasser (Trigla), auch wohl durch Vermischen der Brühe mit Kohlenpulver (Luvarus, Caranx) oder durch geringen Alkoholzusatz (Mustelus) die Bleisalze abfiltrirbar zu machen. Bei der Entfernung der Bleiverbindungen aus den Fleischauszügen einiger Fische (Conger, Crenilabrus, Petromyzon, Acipenser) versagten aber alle diese Methoden den Dienst, und ich blieb in diesen Fällen lediglich auf die weitere Fällung mit basisch essigsaurem Blei angewiesen. Die Bleiverbindungen, welche sich alsdann unter Anwendung der angegebenen Operationen meist gut absetzen und leicht abfiltrirt werden können, müssen unter diesen Umständen insgesammt durch Schwefelwasserstoff zersetzt werden, was für den Inositnachweis allerdings nicht günstig ist. Durch

die Ergebnisse meiner Versuche an Fleischportionen, in denen der basisch essigsaure Bleiniederschlag — theils warm, theils kalt abgeschieden —, unvermischt mit dem neutralen essigsauren Bleipräcipitate durch Schwefelwasserstoff zersetzt und weiterhin auf Inosit geprüft werden konnte, glaube ich mich jedoch zu den Schlüssen berechtigt, welche ich auch auf die Resultate meiner, der unüberwindlichen Schwierigkeiten wegen weniger beweiskräftigen Versuche in Betreff des Inositvorkommens gründe.

Alles Fleisch von größeren Fischen, dessen ich mich zu meinen Untersuchungen bediente, und welches sich bis zu seiner weiteren Verarbeitung in Alkohol vortrefflich conservirt hatte, war von Knorpel, Knochen, Epidermoïdalgebilden u. s. w. möglichst sorgfältig gereinigt. Die kleineren Fischarten (Ammocœtes und Amphioxus) wurden in toto zerkleinert, von Petromyzon nur die Eingeweide entfernt. Sowohl der Alkohol, in welchem sich das Fleisch befand, als der, durch den es zuvor entwässert war, wurden filtrirt, die Filtrate auf dem Wasserbade zur Syrupsconsistenz eingedickt und mit dem ebenso behandelten alkoholischen Preßsafte aus dem Fleische vereinigt, auf Harnstoff untersucht. Auch der Amphioxussendung aus Neapel war aller Alkohol, mit dem sich die Fischchen vom Anfang an in Berührung befunden hatten, in Flaschen beigegeben und wurde in derselben Weise verarbeitet. Um einen ungefähren Maßstab für die verwendete Menge von Fleischsubstanz zu gewinnen, wurde dieser Preßrückstand des Fleisches gewogen.

Der Harnstoff wurde in bekannter Weise so nachgewiesen, daß eine Probe des erkalteten alkoholischen Verdampfungsrückstandes mit dem Glasstabe herausgenommen und auf einem Uhrgläschen oder Objectträger mit reiner concentrirter Salpetersäure anhaltend verrieben wurde. Es ergab sich, daß der Harnstoff nach dieser Methode nicht nur im Fleische aller Knochenfische (Conger, Crenilabrus, Trigla, Thynnus, Luvarus, Caranx

etc.), sondern auch im Fleische von Amphioxus lanceolatus, Ammocœtes branchialis, Petromyzon fluviatilis und von Acipenser sturio weder makroskopisch noch mikroskopisch nachweisbar ist, während er in den Muskeln keines der von mir darauf untersuchten Selachier (Scyllium canicula, Mustelus vulgaris und lævis, Acanthias vulgaris, Squatina vulgaris; Torpedo marmorata, Myliobatis aquila) fehlte. Die früheren Angaben über das Vorkommen des Harnstoffs im Fleische der Knorpelfische beschränkten sich lediglich auf den Harnstoffnachweis in den Muskeln von Acanthias vulgaris und Raja batis, und *Stœdeler* hob wohl nicht mit Unrecht hervor, daß es nöthig sei, die Untersuchungen erst auf mehrere Fischarten auszudehnen, bevor man den Hai- und Rochenmuskeln allgemein den ganz ausnahmsweisen Harnstoffgehalt zusprechen dürfe. Jetzt, wo das Fleisch wenigstens von acht Selachierarten untersucht ist, wo die Untersuchung bei den nächst verwandten Fischspecies in dieser Hinsicht durchaus negative Ergebnisse lieferte, darf man sich wohl schon eher berufen halten, den reichen Gehalt der Muskeln an Harnstoff als eine Eigenthümlichkeit der Rochen und Haie anzusehen.

Da, wie *Lossen*[1]) jüngst nachgewiesen hat, die Salze (speciell die salpetersaure und oxalsaure Verbindung) des Guanidins in ihren Eigenschaften den entsprechenden des Harnstoffs so täuschend ähnlich sind, daß sie von *Béchamp*, *E. Ritter* und anfangs auch von *Lossen* für Harnstoffverbindungen gehalten wurden, schien es mir nothwendig, den aus den Selachiermuskeln erhaltenen salpetersauren Harnstoff durch kohlensaures Barium zu zersetzen, um den reinen Körper auf seine Eigenschaften prüfen zu können. Ich zerlegte in dieser Weise das salpetersaure Salz,

[1]) *Lossen*, *F.*, Guanidin, ein Oxydationsproduct des Eiweißes; Beitrag zur Frage der Harnstoffbildung. Ann. d. Chem. u. Pharmac. Bd. 201. 1880. S. 369—376.

welches ich durch Verreiben mit Salpetersäure aus dem Verdampfungsrückstande des alkoholischen Extractes der Muskeln von Squatina vulgaris gewonnen hatte. Die so isolirte Substanz zeigte alle für den Harnstoff charakteristischen, chemischen (Verhalten beim Erwärmen; Biuretreaction am Rückstande; Zersetzung des oxalsauren Salzes unter Ammoniakentwicklung beim Eindampfen seiner wässrigen Lösung u. s. w.) wie krystallographischen Eigenschaften, so daß jetzt kein Zweifel mehr darüber bestehen kann, daß in den Organen der Selachier thatsächlich Harnstoff und nicht etwa Guanidin vorkommt.

Der Harnstoffgehalt der Selachiermuskeln sowie der des electrischen Organs von Torpedo ist außerordentlich bedeutend. Aus der Muskelmasse zweier fußlanger Exemplare von Torpedo marmorata erhielt ich 6 gr. salpetersauren Harnstoff und genau dieselbe Menge aus den electrischen Organen dieser Thiere. Aus den Muskeln einer kaum $1\frac{1}{2}$ Kilo schweren Squatina vulgaris gewann ich 10 gr. reinen Harnstoff; an kaum gelblich gefärbten salpetersaurem Harnstoff erhielt ich aus den Muskeln je eines Exemplars von Mustelus lævis 13 gr., von Scyllium canicula 10 gr., von Acanthias vulgaris 8 gr. und aus denen eines sehr kleinen Exemplares von Myliobates aquila 0,65 gr.

Als ich den Harnstoff in den Muskeln der den Haien und Rochen ihrer Organisation nach am nächststehenden Fischarten vermißt hatte — wider Erwarten z. B. in der Skelet- und Darmmuskulatur des Störs —, hegte ich noch einige Hoffnung, ihn in den Muskeln solcher Fische zu finden, welche sich den Selachiern, obschon diesen organisatorisch ferner stehend, doch in ihrer Lebensweise und durch ihre Raubgier am meisten nähern. So erwartete ich, denselben reichen Harnstoffgehalt der Muskeln bei Lophius piscatorius anzutreffen, aber so sehr ich in den bei schwacher Erwärmung concentrirten alkoholischen und wässrigen Extracten

der Muskeln dieses exquisiten Raubfisches auch auf Harnstoff fahndete, — war derselbe darin nicht nachzuweisen.

In Uebereinstimmung mit *Helmholtz*[1]) und *Grohé*[2]) vermißte ich den Harnstoff in dem alkoholischen Auszuge der Schenkelmuskeln von Rana temporaria. Auf Zusatz von sehr wenig reiner Salpetersäure entsteht in dem eingedickten alkoholischen Extracte der Froschmuskeln bei anhaltendem Umrühren eine weiße Ausscheidung, welche bei oberflächlicher Betrachtung dem sich in dem eingedampften alkoholischen Auszuge des Selachierfleisches auf Salpetersäurezusatz ausscheidenden salpetersauren Harnstoffe auffallend ähnlich ist. Wie aber die mikroskopische Beobachtung lehrt, ist diese Ausscheidung nicht krystallinisch, sondern besteht aus einem flockigen Gerinnsel (vielleicht aus einem Eiweißstoffe), das bei Zusatz mehrerer Tropfen Salpetersäure wieder in Lösung geht. Dieses durch Salpetersäure in dem eingedickten alkoholischen Auszuge des Froschfleisches hervorgerufene Gerinnsel oder, wie *Grohé* glaubt, ein Gemisch von krystallisationsfähigen Stoffen (Kreatinin, Kreatin und Salpeter) wurde von *Moleschott*[3]) für Harnstoff gehalten.

Die Spuren von Harnstoff, welche man bisweilen aus den Muskeln von Krebsen (z. B. aus den Hummermuskeln) gewinnt, entstammen sicherlich dem Blute, welches sich aus den Muskeln nicht vollkommen entfernen läßt. Daß das Krebsblut wie das der Insecten geringe Mengen von Harnstoff enthält, ist schon von *Jolyet* und *Regnard* gefunden. Aber weder in den eingedickten alkoholischen Extracten der Muskeln von Krebsen (Pa-

---

[1]) *Helmholtz, H.*, Ueber den Stoffverbrauch bei der Muskelaction. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1845. S. 79.

[2]) *Grohé, Fr.*, Ueber die Bestandtheile des Froschfleisches. Ann. d. Chem. u. Pharmac. Bd. 85. 1853. S. 233—245.

[3]) *Moleschott, J.*, Arch. f. physiol. Heilkunde. 1852. S. 493.

linurus, Homarus, Squilla, Astacus), Scorpionen[1]) (Buthus occitanus) und Mollusken (Eledone, Carinaria, Doris etc.), noch in den bei 50° C. stark concentrirten alkoholischen Auszügen der Gewebe von Anthea cereus und der Schirmmuskulatur von Aurelia aurita vermochte ich Harnstoff durch anhaltendes Verreiben des Verdampfungsrückstandes mit concentrirter Salpetersäure nachzuweisen.

Ein zweiter Punkt, der die Analyse des Fischfleisches für die Chemie der contractilen Gewebe als wichtig erscheinen läßt, ist das Vorkommen von Kreatinin in den Skeletmuskeln einiger Fische. Das Kreatinin geht nicht leicht in kalten Alkohol über, läßt sich dagegen den Geweben durch Auskochen mit Alkohol fast vollständig entziehen. Dieses Verhalten benutzte ich zum Nachweis von möglichenfalls in den Muskeln präformirt vorhandenem Kreatinin. Wenn, wie bei dem von mir geübten Verfahren, das frische Fleisch, fein zerschnitten, in starkem Weingeist conservirt, der Alkohol abgepreßt und das Fleisch darauf sofort mit neuem Alkohol ausgekocht wird, dann können unmöglich am Fleische Veränderungen eingetreten sein, durch welche ein Theil seines Kreatingehaltes in Kreatinin umgewandelt wurde. Durch *Sarokin*[2]) wissen wir, daß der Kreatiningehalt sauer reagirender, zuvor todtenstarr gewordener Froschmuskeln von dem alkalisch

[1]) Beiläufig sei in Bestätigung einer Angabe von *J. Davy* (Transact. of the r. soc. of Edinburgh. T. XXI. 1857. S. 547) erwähnt, daß die von mir untersuchten stecknadelkopfgroßen Excremente sowohl von Buthus occitanus wie bei Scorpio murensis aus reinstem Guanin bestanden. Das Guanin hatte sich in amorpher Form ausgeschieden; mit Salpetersäure auf einem Porzellandeckel abgedampft, hinterblieb ein gelber Fleck, der sich auf Zusatz von Natronlauge dunkel orangeroth färbte und bei weiterem Erwärmen einen purpurvioletten Rückstand hinterließ. Anwesenheit von Harnsäure in den Excrementen gab sich durch die Murexidprobe bei keinem der beiden Scorpione zu erkennen.

[2]) *Sarokin,* Beitrag z. Physiologie des Muskelstoffwechsels. Arch. f. path. Anat. Bd. 28. 1863. S. 544—551.

reagirender nicht nennenswerth abweicht, daß dagegen der Kreatiningehalt eines tetanisirten Froschmuskels auf Kosten seines Kreatins ums dreifache anwachsen kann; mir lieferten ferner die Muskeln mindestens einen Tag lang abgestorbener Rindsembryonen viel Kreatin, aber keine nachweisbare Menge von Kreatinin. Aus diesen Untersuchungen muß der Schluß gezogen werden, daß man in andauernd thätig gewesenen Muskeln zwar immer Kreatinin finden, dieses aber in ruhenden Muskeln, welche in alkalischem Zustande frei von Kreatinin sind, auch nach eingetretener Todtenstarre bei saurer Reaction vermissen oder nur in Spuren antreffen wird. Nach dem genannten Verfahren stellte ich aus dem Fleische mehrerer Fischarten, in einzelnen Fällen so große Mengen reinen Kreatinins dar, daß man diese Befunde jedenfalls nicht als durch die Todtenstarre bedingt ansehen kann.

Als besonders reich an Kreatinin erwiesen sich die schwach meergrün gefärbten Muskeln des leider höchst seltenen Luvarus imperialis. Ueber den Kreatiningehalt des kalt angefertigten, alkoholischen Extractes des Fleisches dieses Fisches vermag ich nichts auszusagen, da dasselbe zur Untersuchung auf Harnstoff, von dem nichts darin nachzuweisen war, vollständig verbraucht wurde. Der durch Aether entfettete Rückstand des heißen alkoholischen Auszuges dieser Fischmuskeln bestand aber fast ausschließlich aus Kreatinin, welches sich in perlmutterglänzenden Flitterchen ausgeschieden hatte und sehr schwach bräunlichgelb gefärbt war. Ich gewann aus den in Arbeit genommenen $1^1/_2$ Kilo blassen Muskelfleisches nahezu 5 gr. krystallisirtes Kreatinin. Mein Präparat löste sich sehr leicht und vollständig in kaltem Wasser, in kalter Natronlauge (mit gelblicher Farbe), sowie in kalter Salpeter- und Schwefelsäure; sehr wenig war es dagegen löslich in kaltem Alkohol. Die wässrige Lösung ließ auf Zusatz von Silbernitrat nur eine sehr unbedeutende Menge von beigemischten Chloriden erkennen und wurde durch Kupfervitriol, Eisenchlorid,

Zinnchlorür, concentrirte Kochsalzlösung, essigsaures Quecksilber, Quecksilberoxydulnitrat, oxalsaures Ammon, Barythydrat, Jodquecksilberkalium, Kaliumchromat und Kaliumdichromat nicht gefällt. Quecksilberchlorid, Chlorzink, Bleinitrat und Aluminiumsulfat gaben weiße Niederschläge resp. Trübungen. Nur der durch Chlorzink hervorgerufene Niederschlag zeigte sich krystallisirt, und zwar in Form der bekannten Chlorzinkkreatinindrusen, welche zum Theil sehr groß und schön ausgebildet waren; die durch die übrigen Metallsalze in der Kreatininlösung entstandenen Fällungen erwiesen sich unter dem Mikroskope als amorph, obgleich auch sie aus Metallverbindungen des Kreatinins bestanden haben werden. Der Aschengehalt des Präparates ist ein ganz minimaler.

Das bei 40° C. auf dem Wasserbade eingedampfte und zur Krystallisation mehrere Wochen kalt gestellte Wasserextract der zuvor mit Alkohol ausgezogenen meergrünen Luvarusmuskeln war, wie sich durch das Mißlingen der *Weyl*'schen Reaction (mit Nitroprussidnatrium) und durch Zusatz von Chlorzinklösung zu einem Theile des Auszuges feststellen ließ, frei von Kreatinin, aus ihm schied sich aber reichlich Kreatin — in dem Wasserextracte der halben Menge des mit Alkohol zuvor ausgezogenen Fleisches 0,45 gr. reinstes, schwefel- (Prüfung auf Taurin) und aschenfreies Kreatin in sehr schönen und großen, schwach grünlich gefärbten Krystallen — ab, von welchem ich einen Theil mit Salzsäure abdampfte und so das Kreatin (außer an seiner typischen Krystallform direct) auch mittelbar als Kreatininchlorzink sicher erkennen konnte. In dem Wasserextracte der mit großer Sorgfalt rein präparirten „rothen", hämoglobinhaltigen Muskeln von Luvarus imperialis fehlte das Kreatin gleichfalls nicht, Kreatinin ließ sich darin aber nicht nachweisen. Wegen des sehr abweichenden anatomischen Verhaltens des roth und weiß gefärbten Muskelfleisches bei Luvarus und Pelamys[1]) scheint mir der Umstand,

[1]) Bei *Luvarus* sind stets nur bestimmte Muskeln verschieden ge-

daß ich das Kreatinin in den Verdampfungsrückständen der heiß angefertigten alkoholischen Auszüge von den isolirten und der Untersuchung getrennt unterworfenen rothen wie weißen Muskelstücken von Pelamys sarda sowohl durch die *Weyl*'sche Reaction als in seiner Verbindung mit Chlorzink zu erkennen vermochte, nicht den Schluß zu rechtfertigen, daß sich Kreatinin voraussichtlich auch in dem rothen Fleische von Luvarus finden werde.

Der Kreatiningehalt der heißen alkoholischen Extracte der Muskeln von Pelamys war gering und die wässrigen Auszüge lieferten davon direct nichts; erst nachdem diese längere Zeit mit Salzsäure erhitzt waren, schieden sich auf Chlorzinkzusatz Kreatinin-Chlorzinkkrystalle daraus ab, wodurch der Nachweis des Kreatins in den rothen wie in den weißen Muskeln von Pelamys sarda ebenfalls erbracht ist.

Auf gleiche Weise wies ich ferner das Kreatinin sowohl in dem kalt wie in dem heiß angefertigten alkoholischen Auszuge von dem Fleische des Thunfisches (Thynnus vulgaris) nach, in welchem mir das Vorkommen des Kreatins zweifelhaft blieb. Die Verdampfungsrückstände der alkoholischen Auszüge dieses Fischfleisches wurden mit Wasser aufgenommen und mit dem wässrigen Auszuge des Fleisches gemischt; die Fleischflüssigkeit wurde darauf mit neutralem und basisch essigsaurem Blei versetzt, das Blei als Schwefelblei entfernt und die entbleite Flüssigkeit auf dem Wasserbade bei 40° C. hinreichend concentrirt. Ein Drittel des Verdampfungsrestes wurde direct mit Chlorzink

färbt und deshalb die rothen von den blassen leicht zu sondern, während bei *Pelamys sarda* eine compacte, tutenförmig eingerollte Muskelmasse stellenweise verschieden geröthet ist, sodaß sich die mehr oder weniger rothen Partien der Muskelbündel nicht ohne Zerreißen der Muskelfasern trennen lassen. Das Nähere darüber enthalten meine „Vergl.-physiol. Studien an den Küsten der Adria". IV. Abth. Beiträge z. Anat. u. Physiol. von Luvarus imperialis.

versetzt. Die übrigen zwei Drittel wurden mit Salzsäure eingedampft, der Rückstand in wenig Wasser heiß gelöst und darauf bei neutraler Reaction mit Chlorzink versetzt. Nach 3 bis 4 Wochen langem Stehen betrug das Gewicht des Chlorzinkkreatinins, welches sich aus der erstgenannten Portion abgeschieden hatte, 0,02 gr., das von dem aus der zweiten Menge gewonnenen 0,05 gr. Hieraus scheint mir hervorzugehen, daß auch im zweiten Falle alles als Chlorzinkdoppelsalz erhaltene Kreatinin in der Lösung als solches präformirt war und nicht erst beim Abdampfen der Lösung mit Salzsäure aus Kreatin entstanden ist.

Der Gehalt an Kreatinin ist nicht, wie es nach diesen Befunden den Anschein haben könnte, eine Eigenthümlichkeit des Fleisches der Scomberoïde. Auch aus den heißen alkoholischen Auszügen des Fleisches von Conger vulgaris und von Crenilabrus pavo schied sich Kreatinin nach vorausgegangener Behandlung mit Aether in perlmutterglänzenden Flittern ab und ließ sich durch sein Verhalten zu Chlorzink wie durch die *Weyl*'sche Reaction erkennen. Aus dem zur Untersuchung verwandten Congerfleische erhielt ich 0,5 gr. Kreatinin.

Ich vermißte das Kreatinin in dem Fleische von Trigla hirundo, Lophius piscatorius, Acipenser sturio, Petromyzon fluviatilis, Amphioxus lanceolatus sowie in allen von mir untersuchten Selachiermuskeln. Sein Fehlen in den alkoholischen wie in den wässrigen Fleischextracten von Caranx trachurus und Lichia amia beweist, daß es auch nicht im Fleische jedes Scomberoïden zu finden ist. Für Amphioxus und für die Minderzahl der untersuchten Selachier, wo die intensive Färbung der Extracte die Ausführung der *Weyl*'schen Reaction nicht gestattete, gründen sich meine Angaben zwar nur auf das Ausbleiben der directen Chlorzinkfällung in einer concentrirten Probe der Extracte; in den übrigen Fällen ergaben aber beide Reactionen auf Kreatinin ein negatives Resultat.

Soweit meine Erfahrungen reichen, scheint das Kreatin der constanteste Bestandtheil des Fischfleisches zu sein. Wie erwähnt, blieb mir sein Vorkommen im Fleische von Thynnus vulgaris zweifelhaft, und aus dem nämlichen dafür angegebenen Grunde vermochte ich sein Vorkommen in den Muskeln von Conger vulgaris und Crenilabrus pavo nicht festzustellen. Nur im Fleische von Lichia amia vermißte ich, trotzdem ich davon etwa $^1/_2$ Kilo verarbeitete, das Kreatin wie das Kreatinin.

Kreatin wurde von mir gefunden und nach den üblichen Methoden nachgewiesen in dem Fleische von Petromyzon fluviatilis und aller Selachier (Scyllium canicula, Mustelus vulgaris und lævis, Acanthias vulgaris, Squatina angelus; Torpedo marmorata, Myliobatis aquila); viel davon fand ich in den Muskeln von Trigla hirundo, und, wie bereits mitgetheilt wurde, in den rothen wie in den weißen Muskeln von Pelamys sarda. Außer den blassen Muskeln von Luvarus imperialis war die Skeletmuskulatur von Acipenser sturio sehr reich an Kreatin; aus den in Arbeit genommenen Störmuskeln erhielt ich 1,3 gr. schwefel- und aschenfreies Kreatin. Der Nachweis des Kreatins in der Darmmuskulatur von Acipenser und im Fleische von Ammocœtes branchialis gelang mir nicht, vielleicht aber nur wegen der unzureichenden Menge an Material; es standen mir zwei große Stördärme und zwölf Ammocöten, jeder von durchschnittlich 4 gr. Gewicht, zur Verfügung.

Aus den wässrigen Auszügen des Fleisches aller von mir in dieser Beziehung geprüften Rochen und Haie schied sich das Kreatin in crocusgelben Krystallaggregaten ab, mit einer farbigen Verunreinigung, der ich bei keiner anderen Fischart begegnete. Bei keinem Haie und Rochen vermißte ich das Kreatin gänzlich; ein oder mehrere Centigramme gewann ich aus jeder Fleischportion dieser Fische, doch scheint der Kreatingehalt des Selachierfleisches im Allgemeinen geringer als der des Fleisches vom Stör und von

den Knochenfischen zu sein. Auch in dem electrischen Organe von Torpedo marmorata fand ich Kreatin, während ich, entgegen der Angabe von *M. Schultze*, weder im alkoholischen noch im wässrigen Auszuge desselben Kreatinin durch Chlorzinklösung oder durch die *Weyl*'sche Reaction nachweisen konnte [1]).

Meine früheren Bestrebungen, Kreatin oder Kreatinin durch Chlorzink in dem contractilen Gewebe irgend eines Wirbellosen nachzuweisen, waren durchaus erfolglos gewesen. Da sich meine an Crustaceen gewonnenen Ergebnisse mit den Angaben von *Fremy* und *Valenciennes* im Widerspruch befanden, so versäumte ich nicht, mir eine größere Quantität des Fleisches dieser Thiere zu verschaffen, um daran die Untersuchung von Neuem aufzunehmen. Ich untersuchte deshalb dieses Mal etwa $^3/_4$ Kilo reines Hummerfleisch und die möglichst sorgfältig präparirte Schwanz- und Scheerenmuskulatur von mehr als vierzig meist großen Flußkrebsen. In keinem der eingedickten, durch Bleiacetat von Phosphaten gereinigten Wasserextracte dieser Krebsmuskeln schieden sich nach dem Eindampfen mit Salzsäure, Auflösen des Rückstandes in wenig heißem Wasser auf Chlorzinkzusatz innerhalb fünf bis sechs Wochen Krysallaggregate aus, welche denen des Chlorzink-Kreatinins mikroskopisch irgendwie geglichen hätten. Ebensolche Untersuchungen führte ich später an dem Fleische von 50 bis 60 Squilla mantis aus und gelangte dabei zu den nämlichen negativen Resultaten. Ich halte mich demnach für überzeugt, daß weder Kreatin noch Kreatinin in den von mir darauf untersuchten Krebsmuskeln vorkommt. Außerdem

---

[1]) Nach *Hoppe-Seyler* (Medic.-chemische Untersuchungen. Heft III. 1868. S. 411) ist das electrische Organ von Torpedo auch sehr reich an Lecithin. Durch Extration des electrischen Organs mit 10 procentiger Chlornatriumlösung und Versetzen des Filtrates mit viel Kochsalz in Substanz oder beim Einträufeln des Filtrates in destillirtes Wasser versuchte ich vergeblich, ein Myosingerinnsel zu erhalten.

versuchte ich neuerdings wieder, Kreatin resp. Kreatinin in den Muskeln mehrerer Mollusken (Eledone moschata, Carinaria mediterranea, Doris tuberculata etc.), in den Schirmmuskeln von drei großen Aurelia aurita, in mehreren Pfunden von Anthea cereus und Suberites massa und in den Hautmuskelschläuchen, welche ich 15 bis 20 Sipunculus nudus entnommen hatte, nachzuweisen; stets vermißte ich aber, wie bei meinen früheren Versuchen, die beiden gesuchten Stoffe in den Geweben der Wirbellosen vollständig.

Obgleich es nöthig ist, die chemische Untersuchung besonders der Würmermuskeln an einem ebenso großen Materiale, welches ich mir jüngst von Krebsfleisch verschafft hatte, zu wiederholen, um versichert zu werden, daß das Kreatin und Kreatinin in den contractilen Gebilden auch dieser Wirbellosen durchaus fehlen, so war es doch schon bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse von der chemischen Zusammensetzung des Fleisches verschiedenartigster Thiere gewiß vom höchsten Interesse, zu erfahren, wie sich in dieser Beziehung das seiner Organisation nach am tiefsten in der Wirbelthierreihe stehende Wesen, der Amphioxus lanceolatus, verhält.

Das Gewicht der zu meinen Untersuchungen verwandten Amphioxen betrug, nachdem der Alkohol, in welchem sie sich befunden hatten, abgepreßt war, 220 gr. Der darauf mit Wasser ausgekochte Preßrückstand wog 115 gr. Weder in dem wässrigen Auszuge des abgedampften alkoholischen Extractes, noch in der wässrigen Auskochung der Fischchen war Glycogen durch Jod nachzuweisen; auch gelatinirte der wässrige, ohne Zusatz von Essigsäure angefertigte Auszug beim weiteren Eindampfen nicht. Wegen seiner bräunlichgelben Färbung erlaubte der durch directe Wasserextraction aus den Amphioxen und der wässrige Auszug des alkoholischen Verdampfungsrückstandes, welche gemischt mit den Bleisalzen behandelt waren, keine Prüfung auf Kreatinin mit-

telst der *Weyl*'schen Probe; etwa ein Viertel des auf dem Wasserbade concentrirten wässrigen Extractes wurde aber mit Chlorzinklösung versetzt, und aus ihm schied sich im Verlauf mehrerer Wochen kein Kreatinin-Chlorzink ab, so daß Kreatinin darin nicht enthalten gewesen sein wird. Der Rest des concentrirten Wasserextractes wurde mit Salzsäure — anfangs über freiem Feuer, schließlich auf dem Wasserbade — eingedampft; der Rückstand in wenig heißem Wasser gelöst und die Lösung mit Chlorzink versetzt. Innerhalb einiger Wochen hatten sich daraus 0,55 gr. reines Kreatinin-Chlorzink in ausnehmend großen Drusen abgeschieden, wodurch der endgültige Nachweis des Kreatins in dem Fleische von Amphioxus geliefert ist. Der Nachweis des Kreatins bei Amphioxus dürfte um so willkommener sein, als bei diesem Fische, nicht nur in Betreff des Vorkommens leimgebender Substanzen[1]), sondern auch über das Vorkommen des Hämoglobins und der Gallenbestandtheile höherer Thiere[2]) diametral entgegengesetzte Meinungsverschiedenheiten herrschen.

Außer Kreatinin-Chlorzink erhielt ich aus diesen Fischchen 0,055 gr. salpetersaures Hypoxanthinsilber, welches ich weiterhin in salpetersaures Hypoxanthin überführte, so daß der erhaltenen

---

[1]) Nach *Hoppe-Seyler* (Ueber Unterschiede im chemischen Bau und der Verdauung höherer und niederer Thiere. Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. XIV. 1877. S. 400) „enthält Amphioxus kein leimgebendes Gewebe, welches allen Wirbelthieren und außerdem den Cephalopoden (?!), aber keiner anderen Abtheilung wirbelloser Thiere eigen ist". Dagegen hat *A. Schneider* (Beiträge zur vergl. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin. 1879. S. 4) wohl nicht mit Unrecht eingewendet, „daß man bei Anwendung größerer Mengen von Amphioxussubstanz vielleicht doch noch Leim gewinnen kann. Denn die Fasern (in der Umgrenzung des Blutraumes der Myocommata), welche man für leimgebend halten möchte, bilden einen verhältnißmäßig geringeren Theil des Körpers als bei anderen Wirbelthieren".

[2]) Vergl. *Krukenberg*, Vergl.-physiol. Studien a. d. Küsten der Adria. II. Abth. S. 61.

Menge wegen auch an der Präexistenz dieses Stoffes im Amphioxusfleische nicht gezweifelt werden kann; obgleich aber sowohl der neutrale wie der basisch essigsaure Bleiniederschlag aus der Fleischflüssigkeit durch Filtration gut zu entfernen waren, so fehlte in letzterem, welcher sich nur in der Kälte ausschied, beim Erwärmen der Fleischbrühe sich dagegen wieder löste, der Inosit doch vollständig, wenigstens war er weder mikroskopisch, noch durch die *Scherer*'sche Probe nachweisbar. Der auf Alkoholzusatz in der Flüssigkeit entstandene Niederschlag bestand aus schwefel- und stickstoffhaltigen albuminösen Stoffen.

Wie bei Amphioxus vermißte ich den Inosit auch in dem Fleische sämmtlicher anderer Fische, trotzdem, wie ich bereits oben bemerkte, nicht nur der aus den Fleischsäften der meisten Selachier, sondern auch der aus den Fleischflüssigkeiten einiger Knochenfische abgeschiedene basisch essigsaure Bleiniederschlag unvermischt mit der durch Zusatz von neutralem essigsaurem Blei in dem Fleischsafte entstandenen Fällung untersucht werden konnte.

Bei Fortsetzung meiner Versuche, welche den Zweck verfolgten, die Verbreitung des Inosits im Thierreiche festzustellen, erwiesen sich die Schenkelmuskeln von Rana temporaria und esculenta wie das Fleisch der Fische frei davon.

Um von der Abwesenheit des Inosits im Froschfleische hinreichend überzeugt zu werden, verwandte ich, nachdem ich vorher mit kleineren Portionen gearbeitet hatte, eine große Menge möglichst rein präparirter, von Haut, Knochen, größeren Nervenstämmen und Blutgefäßen befreiter, Schenkelmuskeln, welche zweifelsohne vorzugsweise Wasserfröschen (Rana esculenta) entnommen waren. Von den käuflichen, hier gewöhnlich in leinenen Tüchern trocken aufbewahrten, frischen Froschschenkeln läßt sich mühelos eine ansehnliche Fleischmenge gewinnen. Das Gewicht des Froschfleisches, welches zu meinen Untersuchungen

diente, betrug 1130 gr.; nach der Extraction mit Wasser (16 Stunden bei 5—12° C. und 1 Stunde bei 48—50° C.) restirten davon noch 320 gr. Da auf Zusatz von neutralem essigsaurem Blei die Fleischflüssigkeit stark milchig wurde und auch nach mehrstündigem Erwärmen auf dem Wasserbade kein klares Filtrat lieferte, so blieb als einziges Mittel, welches eine weitere Untersuchung ermöglichen konnte, übrig, den Fleischsaft, mit Kohlenpulver versetzt, auf dem Wasserbade zum Kochen zu erhitzen und siedendheiß zu filtriren. Es gelang so in der That ein klares Filtrat zu erhalten und, da der kohlehaltige Rückstand mit viel Wasser zweimal ausgekocht wurde, wohl auch ohne nennenswerthe Gefahr, etwas an vorhandenem Inosit zu verlieren. Um in dieser Beziehung ganz sicher zu sein, daß selbst geringe Quantitäten von Inosit beim Erwärmen der Lösung mit Kohlenpulver nicht von diesem zurückgehalten werden, kochte ich einen Theil (etwa 0,03 gr.) des aus Schildkrötenfleisch gewonnenen Inosits anhaltend mit viel Thierkohle, filtrirte heiß und fand ohne wahrnehmbaren Substanzverlust den Inosit, reiner als er zuvor gewesen, im Filtrate wieder. Bei Untersuchung der Schenkelmuskeln von über 30 Wasserfröschen — bei Verwendung einer Masse von Fleisch, wie sie mir von Rindsembryonen, in denen ich den Inosit nie vermißte[1]), kaum zu Gebote gestanden hatte —, wo die Behandlung der bleisalzhaltigen Fleischflüssigkeit mit Kohle unterblieb, fehlte gleichfalls in dem durch Schwefelwasserstoff entbleiten basisch essigsauren Bleiniederschlage jede Spur von Inosit. Durch die Summe dieser Versuchsresultate halte ich mich versichert, daß der Inosit im Frosch- wie im Fischfleische fehlt.

Aus dem mit neutralem essigsaurem Blei versetzten wässrigen Auszuge des Fischfleisches scheidet sich auf Zusatz von basisch essigsaurem Blei in der Kälte meist ein sehr bedeutender

[1]) Vgl. *Krukenberg*, Vergl.-physiol. Beitr. z. Chemie d. contractilen Gewebe. Unters. a. d. physiol. Inst. d. Univ. Heidelberg. Bd. III. S. 216 ff.

gelblich gefärbter Niederschlag ab, welcher sich ganz oder theilweise beim Erwärmen der Flüssigkeit wieder löst. Um das Fehlen des Inosits im Fischfleische außer Zweifel zu stellen, habe ich wiederholt den sich auf Zusatz von basisch essigsaurem Blei sowohl in der Kälte bildenden Niederschlag, als auch den unbedeutenden, bei Siedetemperatur ungelöst bleibenden Theil desselben gesondert, aber stets mit negativem Erfolge, auf Inosit geprüft. Bei der Untersuchung des Froschfleisches begegnete ich diesen Verschiedenheiten nicht. Es entstand auf Zusatz von basisch essigsaurem Blei eine unbedeutende Fällung, welche sich bei anhaltendem Kochen nicht löste, heiß abfiltrirt und auf Inosit mikroskopisch wie mittelst der *Scherer*'schen Probe untersucht wurde, davon aber nichts aufwies. Auch nach halbtägigem Stehen bei circa 0° C. bildete sich in dem, von dem Bleiniederschlage getrennten Filtrate kein Bodensatz, welcher möglichenfalls aus Inositblei hätte bestehen können.

Wie schon *Grohé* wußte, ist das Froschfleisch reich an Kreatin resp. an Kreatinin. Ich gewann aus den in Arbeit genommenen 1130 gr. ein Gramm Kreatininchlorzink. Auch Hypoxanthin fehlte darin nicht; ich erhielt aus derselben Fleischportion 0,07 gr. salpetersaures Hypoxanthinsilber.

Ziemlich viel Inosit, welcher sich in verhältnißmäßig großen und farblosen Krystallen aus dem Fleischsafte abgeschieden hatte, fand ich in den Extremitätenmuskeln von Testudo marginata. Die Muskeln dieser Schildkröte, welche durch ihren Reichthum an Inosit chemisch so sehr dem Herzmuskel der Säugethiere gleichen, sind auffallend roth gefärbt, während sie bei anderen Arten (z. B. bei Emys europæa) ähnlich denen der Wasserfrösche sehr blaß erscheinen. Die von mir untersuchte Muskelmasse war nicht sehr bedeutend; sie entstammte zwei frisch getödteten Schildkröten, und das Gewicht betrug nach Extraction mit kaltem Alkohol 110 gr. Außer Inosit, dessen Vorkommen

in den Schildkrötenmuskeln mir in Hinsicht auf die Abwesenheit dieses Körpers in allen darauf geprüften Fisch- und Amphibienmuskeln vergleichend-physiologisch von besonderem Belang zu sein scheint, enthielt das Fleisch viel Kreatin (= 0,42 gr. Kreatininchlorzink) und Hypoxanthin (= 0,052 gr. salpeters. Hypoxanthinsilber). Präformirtes Kreatinin ließ sich darin durch Extraction der Muskeln mit siedendem Alkohol nicht nachweisen. Auch Harnstoff war in den alkoholischen Auszügen durch Salpetersäure nicht zu entdecken[1]).

In den Muskeln oder in anderen Organen von Wirbellosen ist Inosit bislang nicht aufgefunden[2]). Aethalium septicum,

[1]) Von Reptilienmuskeln wurde seither nur das Alligatorfleisch von *Schloßberger* (Chemische Untersuchung der Muskeln eines Alligators. Ann. d. Chem. und Pharmac. Bd. 49. 1844. S. 341—346) auf seine näheren organischen Bestandtheile untersucht. *Schloßberger* gibt an, darin Kreatin gefunden zu haben, ohne daß es ihm jedoch möglich war, diese Substanz an ihrer Krystallform oder durch die charakteristische Kreatinreaction sicher zu erkennen. *Pagenstecher* und *Carius* (Verhandl. d. naturhist. Vereins zu Heidelberg. Bd. III. 1868. S. 129) fanden im Alligatorfleische eine größere Menge von Harnsäure, welche schon früher (vergl. *Liebig*'s Jahresbericht der Chemie für 1849. Gießen. 1850. S. 531), nadelförmig abgelagert, in den Alligatormuskeln aufgefunden war. Diesen beiden unabhängig von einander gemachten Beobachtungen gegenüber verliert der Einwand *Meißner*'s (Zeitschr. f. rationelle Medicin. Bd. 31. 1868. S. 156), daß es sich vielleicht um kranke Thiere gehandelt habe, etwas an Berechtigung. Mir ist es nicht unwahrscheinlich, daß, ähnlich wie sich im Fleischsafte der Selachier so colossale Massen von Harnstoff anhäufen, in den Muskeln gewisser Reptilien Harnsäure aufgestapelt wird.

[2]) Neben Harnstoff und Kreatin *(Munk)* findet sich allerdings nach *Heintz* der Inosit auch in der Echinococcusflüssigkeit. Aber wie in gleicher Weise schwer zu entscheiden ist, ob der in den Muskeln der Rindsembryonen in reichlicher Menge auftretende Inosit ein Product der embryonalen oder der mütterlichen Gewebe ist, so bleibt es auch in diesem Falle zweifelhaft, ob der gefundene Inosit dem *Echinococcus* oder dem Wirthe entstammt, wie denn überhaupt die Frage schwer zu beantworten ist, ob nicht aller bei Thieren angetroffene Inosit aus der Pflanzenkost herrührt und von einzelnen thierischen Geweben nur ausnehmend fest gebunden wird.

Suberites massa, Sagartia troglodytes, Anthea cereus sowie die Muskeln von Aurelia aurita, von Sipunculus nudus, von verschiedenen Krustaceen (Homarus vulgaris, Astacus fluviatilis, Palinurus vulgaris, Squilla mantis) und Mollusken (Helix pomatia, Doris tuberculata, Tethys fimbria, Carinaria mediterranea, Ostrea edulis) habe ich mit durchaus negativem Erfolge auf Inosit gründlich untersucht. Um so auffallender war für mich, daß das aus den musculösen Armen von etwa 15 bis 20 kleinen Eledone moschata bereitete Wasserextract auffallend reich an Inosit war, während der kalt angefertigte alkoholische Auszug dieser Organe viel Taurin (über 1,25 gr.) enthielt. Etwa 0,02 gr. Inosit hatten sich in den charakteristischen Plättchenformen ausgeschieden und gaben in ausgezeichneter Weise die *Scherer*'sche Reaction. Das Taurin war als solches durch seine Krystallform ohne Weiteres zu erkennen; außerdem erwieß es sich bei der Schmelze mit schwefelfreier Soda und schwefelfreiem Salpeter als schwefel- und beim Glühen mit Natronkalk als stickstoffhaltig. Beim Verbrennen auf dem Platinblech hinterließ es keine nennenswerthe Menge anorganischer Beimischungen.

Dem Taurin der Form nach sehr ähnliche lange Krystallnadeln schieden sich beim Erkalten aus dem Verdampfungsrückstande des alkoholischen Extractes ab, welches ich von 38 großen Ackerscorpionen (Buthus occitanus) angefertigt hatte. Die Scorpione waren mir in Tunis, frisch eingefangen, lebend überbracht und, durch Chloroform betäubt, fein zerschnitten in absolutem Alkohol aufbewahrt. Harnstoff fehlte, wie ich durch Behandlung mit Salpetersäure erkannte, in dem alkoholischen Verdampfungsrückstande vollständig; auch bestanden die erwähnten Krystalle, welche nach dem Glühen auf dem Platinbleche keine Asche hinterließen, nicht aus Kreatin oder Kreatinin; es werden Taurinkrystalle gewesen sein, was aus Mangel an Material aber nicht genügend

festgestellt werden konnte. Diesen ganz gleiche Krystallnadeln, welche wohl auch aus Taurin bestanden, zu dessen sicherer Erkennung die erhaltene Menge aber ebenfalls nicht ausreichte, fanden sich in den concentrirten alkoholischen Extracten der electrischen Organe von Torpedo und in der Darmmuskulatur vom Stör. Der Verdampfungsrückstand des wässrigen Auszuges der Stördärme zeigte sich reichlich von Tyrosin durchsetzt, welches wahrscheinlich von der Darmmucosa aus dem Verdauungsraume aufgenommen war. Weder in den Extracten der Gewebe von Cölenteraten (Suberites, Sagartia, Anthea, Aurelia), noch in den wässrigen oder alkoholischen Auszügen der Krebsmuskeln machte sich mir die Gegenwart des Taurins bemerkbar.

Das Hypoxanthin fehlt, wie die bedeutenden Quantitäten, welche ich davon aus Anthea cereus (0,04 gr. salpetersaures Hypoxanthinsilber) und dieses Mal auch aus den Hummermuskeln[1]) gewann, beweisen, in den contractilen Geweben der Wirbellosen nicht durchweg. Es scheint aber, worauf die sehr verschiedenen Mengen, welche ich davon aus dem Fleische ein und derselben Fischart oder nahe verwandter Formen erhielt, gleichfalls hindeuten, kein constanter Bestandtheil des Fleisches zu sein. Auffallend wenig Hypoxanthin[2]) fand ich in den Muskeln der Selachier sowie des Störs und in dem electrischen Organe von Torpedo. In dem Fleische von Squilla mantis fehlte Hypoxanthin vollständig.

---

[1]) Hypoxanthin wurde neben Spuren von Xanthin auch von *Ph. Schreiner* (Ber. d. d. chem. Gesellsch. 1871. S. 763) in Melolontha gefunden.

[2]) Einer Wiederholung bedarf die Untersuchung der Fischmuskeln auf Xanthin; nach *Almén* (Vierteljahrsschrift d. naturf. Gesellsch. in Zürich. Bd. VI, 3) scheint darin nur Hypoxanthin und kein Xanthin vorzukommen, obgleich auch letzteres als Bestandtheil des Fischfleisches von *Scherer* erwähnt wird. Mir hat sich in Fischfleisch nie etwas von Xanthin bemerkbar gemacht.

Tabellarische Uebersicht

der Ergebnisse vorstehender Versuche über das Vorkommen des Harnstoffs, Kreatins, Kreatinins, Inosits, Hypoxanthins und Taurins in den Muskeln von Fischen, Fröschen und Schildkröten.

(+ bedeutet gefunden, 0 nicht gefunden. Unterblieb die Prüfung auf die betreffende Substanz, so ist die Rubrik unausgefüllt gelassen.)

	Harnstoff.	Kreatin.	Kreatinin.	Hypoxanthin.	Inosit.	Taurin.
Leptocardii.						
Amphioxus lanceolatus	0	reichlich	0	reichlich	0	0
Cyclostomi.						
Ammocœtes branchialis	0	?		Spuren	0	
Petromyzon fluviatilis	0	+		+	0	0
Selachii.						
Scyllium canicula	+	+	0		0	0
Mustelus vulgaris	+	+	0	+	0	0
Mustelus lævis	+	+	0		0	0
Acanthias vulgaris	+	+	0			0
Squatina vulgaris	+	+	0	reichlich	0	0
Torpedo marmorata (Muskeln)	+	+	0	0	0	0
Torpedo marmorata (Electr. Organ)	+	+	0	Spuren	0	Spuren (?)
Myliobatis aquila	+	+	0	wenig		0

	Harnstoff.	Kreatin.	Kreatinin.	Hypoxanthin.	Inosit.	Taurin.
Ganoidei.						
Acipenser sturio (Skeletmuskulatur)	0	sehr reichlich	0	Spuren	0	0
Acipenser sturio (Darmmuskeln)	0	?	0	+	0	Spuren (?)
Teleostei.						
Conger vulgaris	0	+	+	0		0
Cyprinus carpio		+	0	+	0	0
Crenilabrus pavo	0	?	+		0	0
Perca fluviatilis		+	0	+	0	0
Trigla hirundo	0	+	0	sehr viel	0	0
Thynnus vulgaris	0	?	+	viel	0	0
Pelamys sarda (Weiße Skeletmusk.)	0	+	+	+	0	0
Pelamys sarda (Rothe Skeletmusk.)	0	+	+	+	0	0
Luvarus imperialis (Weiße Skeletmusk.)	0	sehr reichlich	sehr reichlich	+	0	0
Luvarus imperialis (Rothe Skeletmusk.)	0	+	0	wenig	0	0
Caranx trachurus	0	wenig	0		0	0
Lichia amia	0	0	0	Spuren	0	0
Lophius piscatorius	0	wenig	0	+	0	0

Batrachia.

	Harnstoff.	Kreatin.	Kreatinin.	Hypoxanthin.	Inosit.	Taurin.
Rana temporaria	0	reichlich		+	0	+?
Rana esculenta		reichlich		viel	0	0

Chelonia.

Testudo marginata	0	reichlich		viel	+	0

Die entscheidenden Punkte dieser Arbeit lassen sich in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Inosit findet sich nicht nur in den quergestreiften Muskeln von Säugethieren und Vögeln, sondern auch reichlich in den Skeletmuskeln von Schildkröten (Testudo marginata).

2. Der Inosit wurde im Fleische der verschiedensten Fische sowie in den Schenkelmuskeln der Frösche stets vermißt.

3. Der Inosit ist in seinem Vorkommen nicht auf die Wirbelthiere und auf die Pflanzen beschränkt, sondern findet sich auch neben viel Taurin in den muskulösen Armen der Cephalopoden (Eledone moschata).

4. Der reiche Harnstoffgehalt der Muskeln ist eine Eigenthümlichkeit der Selachier (Rochen und Haie); er findet sich weder bei Amphioxus, Ammocœtes, Petromyzon, Acipenser und Knochenfischen der verschiedensten Gruppen und Familien (Conger, Lophius etc.), noch in den Muskeln der Batrachier (Rana), Reptilien, Vögel, Säuger und der darauf geprüften Wirbellosen.

5. Das Fleisch von Amphioxus und Petromyzon gleicht, soweit es sich bestimmen läßt, in seiner Zusammensetzung den Muskeln vieler Knochenfische und unterscheidet sich dadurch

chemisch ganz bestimmt von den contractilen Geweben der wirbellosen Thiere.

6. Die Skeletmuskulatur des Störs nähert sich durch ihren bedeutenden Kreatingehalt in ihrer chemischen Zusammensetzung den Muskeln vieler Knochenfische und unterscheidet sich durch die Abwesenheit des Harnstoffs von allen in dieser Hinsicht untersuchten Selachiermuskeln (Scyllium canicula, Mustelus vulgaris und lævis, Acanthias vulgaris, Squatina vulgaris, Torpedo marmorata, Myliobatis aquila, Raja batis).

7. Das Hypoxanthin ist kein constanter Bestandtheil des Fischfleisches; das Fleisch mancher Selachier enthält nur wenig davon.

8. Auch in den contractilen Geweben von Wirbellosen (Homarus vulgaris, Anthea cereus) findet sich Hypoxanthin; sein Vorkommen in diesen ist aber gleichfalls inconstant.

9. Das Kreatin ist nach den vorliegenden Untersuchungen ausschließlich in den quergestreiften Muskeln der Wirbelthiere und zwar bei Vertretern aller Wirbelthierclassen als ein nahezu (nur bei Lichia amia sicher vermißt) constanter Bestandtheil vorhanden.

10. Kreatinin findet sich präformirt in dem Fleische von Fischen (Conger vulgaris, Crenilabrus pavo, Thynnus vulgaris, Pelamys sarda, Luvarus imperialis), welche im Systeme sehr verschiedenen Familien (Muræniden, Labriden und Scomberiden) angehören.

Nachtrag.

Nach Abschluß der im Vorhergehenden mitgetheilten Untersuchungen wies mich Herr Geheimerath *Kühne* gütigst darauf hin, daß besonders die Ochsenzunge eine Prüfung auf die näheren organischen Bestandtheile verdiene; denn diese unterscheide sich nicht nur durch ihren eigenthümlichen Geschmack von den übrigen Muskeln, sondern theile auch, abweichend von den anderen quergestreiften Muskeln, mit der Herzmuskulatur die Zusammensetzung aus verästelten Fasern.

Die große Zunge eines frisch geschlachteten Ochsen wurde von dem locker aufliegenden Theile der Mucosa, den Zungenbeinmuskeln und dem anhängenden Fettgewebe befreit, auf einer Fleischhackmaschine zerkleinert und das Fleisch (1030 gr.) mit Wasser 12 Stunden lang macerirt und eine Stunde bei 48 bis 50° C. digerirt. Der ausgepreßte und angesäuerte Fleichsaft wurde in einem Blechgefäße zum Sieden erhitzt; der Preßrückstand der Zunge wog 525 gr. Die gekochte Fleischflüssigkeit wurde mit neutralem essigsaurem Blei versetzt, der Niederschlag abfiltrirt und das durchaus klare Filtrat mit basisch essigsaurem Blei gekocht. Das dabei entstandene braune Präcipitat ließ sich leicht auf einem Filter sammeln und wurde, gesondert von dem Niederschlage, welcher sich nachträglich beim Erkalten aus dem Filtrate abschied, auf Inosit untersucht. Obgleich beide — sowohl die beim Kochen als die in der Kälte nach basisch essigsaurem Bleizusatz entstandene — Fällungen durch ihre gelbbraune Farbe sehr an Inositblei im Aussehen erinnerten, können sie von Inosit doch nur höchstens Spuren enthalten haben. In Krystallen schied sich aus den entbleiten und

concentrirten basisch essigsauren Bleiniederschlägen auf Alkohol- wie Aetherzusatz kein Inosit ab, und nur ein einziges Mal schien mir die mit der flockigen Alkoholfällung oft wiederholte *Scherer*'sche Reaction Spuren von Inosit anzuzeigen. Der Fleischsaft war aber reich an Kreatin und an Kreatinin. Genau ein Drittel des Saftes wurde neutralisirt und direct mit Chlorzinklösung versetzt. Nach 1—2 Wochen hatten sich daraus 0,09 gr. Kreatinin-Chlorzink-krystalle abgeschieden. Die übrigen zwei Drittel wurden mit Salzsäure anhaltend gekocht und auf dem Wasserbade so lange erwärmt, bis die Salzsäure vollständig entwichen war. Aus diesen schied sich 0,55 gr. Kreatinin-Chlorzink z. Th. in sehr großen Sphäroïden ab. Ob das im ersten Falle nachgewiesene Kreatinin in den Zungenmuskeln als solches enthalten oder erst bei der Verarbeitung des Fleisches aus Kreatin entstanden war, muß ich vorläufig unentschieden lassen. Außerdem gewann ich aus dem Zungenfleische 0,21 gr. salpetersaures Hypoxanthin-Silber.

Bei Behandlung von 140 gr. trockenen, zuvor mit kaltem Alkohol extrahirten Congerfleisches mit Barytwasser[1]) statt mit essigsaurem Blei krystallisirte in dem eingedickten Filtrate reichlich Kreatin (etwa 0,5 gr.) aus: das Kreatin fehlte also auch den Muskeln dieses Fisches nicht; Inosit war aber selbst durch Fällen der, durch Barytwasser von den Phosphaten gereinigten und, mit dem 3- bis 4fachen Volum kochenden Alkohols zum Sieden erwärmten Fleischbrühe nach mehrmaligem Reinigen des Niederschlages durch Wiederholung dieses Verfahrens weder mikroskopisch noch durch die *Scherer*'sche Probe nachzuweisen. Das in gleicher Weise auf

[1]) Die Methode der Barytfällung bietet bei Untersuchungen des Fischfleisches unter anderen den Vortheil, daß man stets einen klaren Fleischsaft erhält; es bleiben aber leimartige Substanzen in der Brühe, welche, indem die concentrirte Flüssigkeit in der Kälte rasch zu einer Gallerte erstarrt, die Krystallisation des Kreatins sehr beeinträchtigen. Bei Zimmertemperatur verflüssigte sich jedoch bei meinen Versuchen die Gallerte regelmäßig wieder, sodaß das ausgeschiedene Kreatin leicht abfiltrirt werden konnte.

Inosit untersuchte Fleisch von Mustelus lævis und Luvarus imperialis erwies sich ebenfalls frei davon.

Auch nach der Barytmethode behandelt, lieferten 1020 gr. reinen Schenkelfleisches von den bekannten großen ungarischen Fröschen viel Kreatin und Hypoxanthin, aber nach dem Alkoholverfahren keinen Inosit. Bei Filtration der, mit der 3- bis 4 fachen Menge Alkohols siedendheiß versetzten Fleischflüssigkeit schieden sich büschelförmig gruppirte Krystallnadeln aus, welche beim Glühen keine Asche hinterließen, beim Abdampfen mit verdünnter Salzsäure kein Kreatinin (weder nachweisbar durch die *Weyl*'sche Reaction, noch durch Zusatz von Chlorzinklösung) lieferten und demnach nicht aus Kreatin, höchst wahrscheinlich aber aus Taurin bestanden. In der, nach der Barytmethode verarbeiteten Brühe der Herzen von etwa hundert ungarischen Fröschen gelang mir, sicherlich der immerhin geringen Fleischmasse wegen, weder der Nachweis des Kreatins und Hypoxanthins, noch der des Inosits.

Ueber electrische Vorgänge im Sehorgane.

Von

W. Kühne und **J. Steiner.**

(Mit 13 Holzschnitten und Taf. 3 u. 4.)

Unter den objectiven Zeichen des Erregungszustandes nehmen electrische Vorgänge eine so hervorragende Stelle ein, daß man schwer begreift, wie der Strom der Electrophysiologie so lange an den Sinnesorganen vorbeigehen konnte, wo jedes an die Stelle subjectiver Effecte tretende Erkenntnißmittel besonders willkommen erscheinen mußte. Es ist keine Uebertreibung, wenn behauptet wird, die Sinneslehre werde eine physiologische erst von der Zeit an, da man über die nervösen Vorgänge, welche in den peripheren Organen vor dem Beginne des psychischen Actes vollendet sind, etwas wissen könne. Um so merkwürdiger ist es, daß die unzweideutigsten Zeichen objectiver und electrischer Natur an einem der vornehmsten Sinnesorgane entdeckt werden konnten, ohne mehr als beiläufige Theilnahme bei Physiologen oder Aerzten erweckt zu haben und daß es eines vollen Decenniums bedurfte, bis man aufhörte, die auf Belichtung im Auge erfolgenden electrischen Stromschwankungen zu ignoriren und dieselben zu verwerthen begann. Wir könnten eine Reihe verbreiteter Lehrbücher nennen, welche jener von *Holmgren* entdeckten Thatsachen gar nicht gedenken, andere, welche ihrer nur beiläufig erwähnen, und wissen außer einer den Gegenstand direkt behandelnden, ebenfalls meist übergangenen englischen Veröffentlichung keine Untersuchung über das Sehen anzuführen, die darauf Bezug nähme. Niemand scheint

z. B. nur daran gedacht zu haben, welche Stütze der Lehre von den positiven Sehempfindungen nach beendeter Belichtung schon in *Holmgren*'s Beobachtungen enthalten war und wenn man irgendwo etwas von der Begeisterung für die electrophysiologische Untersuchung des Auges wiederfinden wollte, welche lange vorher aus der kurzen Erzählung des frühesten darauf zielenden, freilich erfolglos gebliebenen Versuchs bei *du Bois-Reymond* zu vernehmen war, so würde man vergeblich suchen.

Auch wir sind erst seit der deutschen Publication *Holmgren*'s in diesen „Untersuchungen“ [1]) in die Lage gekommen, auf jene Arbeiten so einzugehen, wie es an dieser Stelle geschehen wird, nachdem wir bei früherer Gelegenheit zwar den Druck jener Uebersetzung und Erweiterung der älteren Arbeit abgewartet, die unsrige[2]) aber bereits in experimenteller Beziehung gänzlich, in redactioneller bis auf die nothwendigsten Herrn *Holmgren* schuldigen Einschiebungen abgeschlossen hatten. Inzwischen haben wir uns auch von der vollkommenen Selbstständigkeit der 1874 erschienenen Untersuchungen von *Dewar* und *M'Kendrick*[3]) überzeugt und erfreulichen Anlaß gefunden, denselben gerechter zu werden.

Die genannten um 11 und 7 Jahre zurückliegenden Untersuchungen über Bulbus- oder Retinaströme sind, abgesehen von sprachlichen und äußeren Schwierigkeiten, denen ihre Verbreitung unterlag, vermuthlich deßhalb so wenig beachtet worden, weil entweder das gewählte Object für zu verwickelt, oder die beobachteten Erscheinungen für zu geringfügig und schwer demonstrirbar gehalten wurden. Seit wir indeß mit Zahlen die erstaunlichen und überaus regelmäßigen electrischen Wirkungen der isolirten

[1]) Vergl. Bd. III. S. 278.

[2]) Ibid. S. 327.

[3]) On the Physiological action of light. Transact. of the R. Soc. of. Edinburgh. Vol. XXVII. p. 141.

Retina zu belegen vermochten, wird auf einen Umschlag dieser Meinungen zu hoffen sein und um denselben zu begünstigen, ist es zweckmäßig, zunächst der Zuverlässigkeit und der außerordentlichen Empfindlichkeit unseres Objectes, sowie der Sicherheit der Beobachtungsmittel das Wort zu reden.

Nach mehrjähriger Vertrautheit mit der Untersuchung der Retinaströme dürfen wir behaupten, daß die im Folgenden zu behandelnden Erscheinungen mit erheblich größerer Evidenz durch ganz andere, wuchtigere numerische Daten festzustellen sind, als man es bei derartigen Beobachtungen, wenigstens an Nerven gewohnt ist und daß deren Constanz mit allen an Muskeln und Nerven constatirten Thatsachen electrischer Natur mindestens wetteifert, der Art, daß unter tausenden von Versuchen kaum sog. Ausnahmen oder Regelwidrigkeiten auftauchen und gar nicht vorkommen, wenn Präparate zweifelhaften Herkommens, unbekannter Frische oder ungenügender Herstellung und namentlich ungenaue Einschaltung zwischen die ableitenden Electroden vermieden werden, eine Sicherheit, welche in Rücksicht auf die allerdings vorhandene, vergleichsweise zu Muskeln und Nerven größere Veränderlichkeit mancher Netzhäute besonders schätzbar ist. Hinsichtlich der Empfindlichkeit des Objectes wissen wir im Voraus, daß Jeder, der das Gebiet unter Beachtung weniger, fast selbstverständlicher, den Lichtschutz vorwiegend betreffender Vorsichtsmaßregeln betritt, die gewagtesten Erwartungen übertroffen finden wird, da das Galvanometer mit der Retina verbunden nahezu jede Lichtspur anzeigt, die er selber wahrnimmt. Fügen wir hinzu, daß des Purpurs gänzlich beraubte Netzhäute, an denen der Anblick nicht die geringsten Veränderungen durch Licht mehr zu erkennen vermag, sich am Galvanometer noch lange unfehlbar erweisen, während andererseits zum Sehen thatsächlich untauglich gewordene Netzhäute keine electrischen Vorgänge auf Lichtzutritt oder -Entziehung darbieten, so dürfte die bisherige un-

verdiente Zurücksetzung des Studiums der electrischen Erscheinungen im Sehorgane anderer Auffassung weichen.

Vorrichtungen und Beobachtungsweise.

Hinsichtlich des verwendeten Galvanometers, der Tangentenbussole mit Spiegel und Fernrohrablesung, astasirtem, aperiodisch beweglichem Magneten verweisen wir auf unsere schon citirte Abhandlung. Die Dunkelströme wurden in der Regel vor den Belichtungen compensirt, zuweilen, wenn der Strom sehr schwach oder rasch veränderlich war und die Veränderlichkeit zwischen den Belichtungen verfolgt werden mußte, nicht compensirt. Bei beständigerem Strome wurde die Leitung zum Objecte im Laufe einer Versuchsreihe häufig gesperrt, um den Nullpunkt zu corrigiren, besonders an Tagen mit stärkeren Schwankungen der Declination. Die meisten Versuche wurden Vormittags bei durchschnittlich recht beständiger Declination ausgeführt. Daß die Thonstiefelelectroden oft auf Ungleichartigkeit geprüft und die Ausgleichung durch längeres Geschlossenbleiben bewirkt wurde, braucht kaum angeführt zu werden. Da sich Belege finden werden, daß die Widerstände der Präparate wenig wechselten, sind im Allgemeinen nur die durch die Ablenkungen des Magneten direkt ermittelten Schwankungen der Intensität verzeichnet, auf welche sich die Beobachtung rascher Schwankungen ohnehin zu beschränken hatte. Nur bei den während der Belichtung länger anhaltenden Ablenkungen wurde auch die Aenderung der electromotorischen Kraft durch das Compensationsverfahren gemessen, ebenso die *E. K.* der Dunkelströme. Während wir früher die Belichtung gewöhnlich nach Beendigung der ersten Ablenkungen meist schnell unterbrochen hatten, haben wir jetzt, wo es thunlich war, das Licht länger wirken lassen, gewöhnlich 15—20 Secunden, in einzelnen Fällen, wo die Constanz der die anhaltende Beleuchtung begleitenden Ausschläge Interesse hatte, 30—60 Secunden und länger

Da das Einstellen und Ablesen am Compensator und das Notiren der Ausschläge am Fernrohre in ungenügendem Lichte beschwerlich werden, wurde das Galvanometer mit Zubehör im hellen Zimmer aufgestellt, während die Electroden und Belichtungsvorrichtungen in einem direkt benachbarten Dunkelzimmer vollkommenster Einrichtung, wohin die sorgfältig isolirten Leitungen durch eine Holzwand führten, Platz fanden. Kleine Klappen in der Wand unterhielten den mündlichen Verkehr zwischen beiden Räumen. Alle Präparationen geschahen vor rein rothem Lichte, einzelne, besonders angeführte Fälle ausgenommen. Wo nicht Anderes ausdrücklich bemerkt wird, ist nur von Präparaten die Rede, welche mindestens zwei Stunden vor dem Tode im Dunkeln gehaltenen Thieren entnommen wurden.

Zur Ableitung der Präparate dienten die bekannten Thonstiefelelectroden, jedesmal, wenn sie die Retina selbst, den Glaskörper oder die Linse berührten, mit den a. a. O. beschriebenen vorbereiteten Froschlungen überzogen. Bei Versuchen am ganzen Auge wurde dieses mit der Cornea auf ein horizontales Diaphragma aus Hartgummi gelegt, dessen Bohrung von einem niedrigen kreisförmigen Thonwalle umrahmt worden und von dem Spiegel in der Trommel eines älteren *Oberhæuser*'schen Mikroskops Licht erhielt. Der schwere Fuß des Instrumentes bildete nach Entfernung des Körpers ein sehr solides Gestell zur Anlegung der Thonstiefel einerseits für die Cornea an den Thonring, andrerseits an die hintere Fläche der Sclera oder an den Stumpf des N. opticus.

Dem Einwande, daß thermische Erscheinungen oder Wirkungen unsichtbarer Wärmestrahlen statt solcher sichtbaren Lichtes Täuschungen herbeiführten, nochmals zu begegnen, scheint nicht überflüssig, schon weil uns selbst gelegentlich wieder Mißtrauen in dieser Richtung aufstieg. Im Allgemeinen verwendeten wir das Licht eines 50—75 Ctm. von den Electroden entfernten Gas-Argand-Brenners, dessen Effecte aber nicht die geringste Aen-

derung nach Einschaltung einer 18 Ctm. betragenden Wasserschicht erfuhren. Nach dem Durchgange durch starke, aus grünem und cobaltblauem Glase combinirte Plattensätze nahm natürlich die Wirkung der Intensitätsverringerung entsprechend ab, ohne jedoch unerheblich zu werden. Andererseits konnte ein außen berußter, mit siedendem Wasser gefüllter Literkolben oder ein im Dunkeln gerade nicht mehr sichtbar glühender kupferner Löthbolzen dem Präparate auf 1 Ctm. genähert werden, ohne daß sich das Scalenbild im Fernrohre verschob, und es schien sogar, daß in dieser Entfernung wenigstens nur eine durch Unterschieben der Wärmequelle unter die Electroden erzeugte Erwärmung Ausschläge erzeugte. Dieselben betrugen niemals mehr als 4 Scalentheile, zeigten in der Regel positive Stromesschwankungen an, auch wo Licht sonst negative ergeben hätte und unterschieden sich von allen durch Licht bewirkten durch langes Anhalten und das Fehlen jäher Rückschläge nach Entfernung des Anlasses. Dieselbe Indolenz gegen Wärmestrahlen wurde an Netzhäuten bemerkt, die reich an Fuscin oder mit Pigmentepithel bedeckt waren.

I. Untersuchungen am Froschauge.

A. Stromschwankungen an der isolirten Retina.

Zahlreiche Wiederholungen unserer Versuche an diesem Objecte bestätigten die darüber schon gemachten Mittheilungen so vollkommen, daß wir jetzt auch die frühere reservirte Form der die Beleuchtung von der Stäbchenseite betreffenden Darstellung fallen lassen dürfen, denn es ist die Orientirung der Retina zwischen den Electroden für das Sichtbarwerden der Schwankungen in der That eben so gleichgültig, wie die eines Nerven, wenn man nur die Punkte größerer Spannungsdifferenz beibehält. Dies kann selbstverständlich scheinen; man möge aber erwägen, daß die Retina gewöhnlich nur von einer Seite mit der ganzen Fläche, von der andern in möglichst geringer Ausdehnung abgeleitet wird,

um hier Licht zulassen zu können, wobei Unterschiede, je nachdem die spitze Electrode die Faser- oder die Stäbchenseite berührte, nicht von vornherein für unmöglich gelten konnten. Ferner war es etwas anderes, ob das Licht auf dem natürlichen Wege von vorn oder nach einer intraretinalen, die gewöhnlichen Verhältnisse bei Seite setzenden Brechung zu den ihrem Orte nach uns noch gänzlich unbekannten Gewebselementen trat, auf die es beim Sehacte oder für die electrischen Vorgänge ankommt. Außerdem hatten wir Ursache ausgedehntere Erfahrungen über die Erfolge der rückseitigen Netzhautbeleuchtung abzuwarten, weil die dazu erforderliche Einschaltung des Präparates erheblich schwieriger ist, als die umgekehrte. Die von der Pars ciliaris begrenzte Netzhaut legt sich nämlich mit der Stäbchenseite wie von selbst über die halbkuglige Lungenfläche der unteren Electrode, worauf der Glaskörper abfließt; dagegen muß man ihr einigen Zwang anthun, um die Faserseite nach unten zu bringen und häufig ringsum nachhelfen, sowohl um den Glaskörper aus der flachen Kuppel abrinnen zu lassen, als um die sich zur Faserseite einrollenden Ränder so zu glätten, daß bis zur Peripherie nur die negative Stäbchenseite oben liegt. Wird dies genügend beachtet, so fallen die Resultate denen der Belichtung von vorn vollkommen gleich aus und es ist selbst nicht schwierig, dies mehrfach an derselben Netzhaut festzustellen, indem man die Membran abzieht und wendet.

Je frischer das Präparat und je vorsichtiger es isolirt und ausgebreitet worden ist, desto größer ist im Allgemeinen der Dunkelstrom und um so mächtiger werden die Schwankungen in den 3 Momenten des Kommens, des Bleibens und des Erlöschens des Lichtes. Wegen des fast regelmäßigen ersten raschen Sinkens des Dunkelstromes ist es kaum möglich, die Schwankungen von Anfang an so erfolgen zu lassen, daß man ein deutliches Bild davon gewinnt und außerdem empfingen wir den Eindruck,

als ob die ersten Belichtungen dieselben immer rasch förderten, wie wenn das von andern erregbaren Geweben bekannte merkwürdige „Ansprechen“ auch für die Retina gelte. Obschon der erste Dunkelstrom die Prognose auf die Leistungsfähigkeit und Haltbarkeit des Präparats stellen läßt, haben wir doch kein gesetzmäßiges Verhältniß des jeweiligen Dunkelstromes zu den Schwankungen wahrnehmen können, sondern diese sowohl bei kaum erkennbarer Wirkung in der Dunkelheit, als bei verkehrt gewordenem Strome ihrer Natur und Größe nach unverändert gefunden.

Das Bild der Schwankungen ist dieses: mit dem plötzlichen Kommen des Lichtes entwickelt sich die erste positive rasch bis zu ihrem Maximum und folgt darauf mit jähem Rückschlage die negative, ebenfalls mit solcher Geschwindigkeit ihr Ende fast erreichend, daß die Zahlen der Scala gerade erkennbar vorüber wandern; bald darauf bleibt das Bild unbewegt 20—30 Sec., bei sehr guten Präparaten minutenlang und schlägt bei plötzlichem Erlöschen des Lichtes mit derselben Geschwindigkeit, wie bei den beiden ersten Ausschlägen durch den Nullpunkt und darüber hinaus zurück, um endlich etwas langsamer den Nullpunkt zu erreichen; vergl. Fig. 1. Da der Abschnitt *c d* die erste positive Schwankung *b c* in der Regel übertrifft, so haben wir denselben früher schon als negative Schwankung benannt und diese ist gewöhnlich so bedeutend, daß das Verhältniß am geeignetesten ausgedrückt wird, indem man *b c* als positiven Vorschlag zu *c d* bezeichnet.

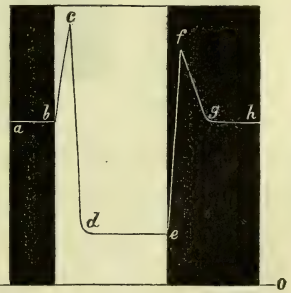


Fig. 1.

Wo die negative Schwankung mäßig, der Dunkelstrom aber klein ist (Fig. 2 *A*), tritt mit dem Kommen des Lichtes sogleich nach dem Vorschlage Umkehr des Stromes ein, die während der

Dauer der Belichtung anhält; dieselbe ist übrigens auch bei Dunkelströmen mittleren Werthes und großen Schwankungen sehr häufig; vergl. Fig. 2 *B*.

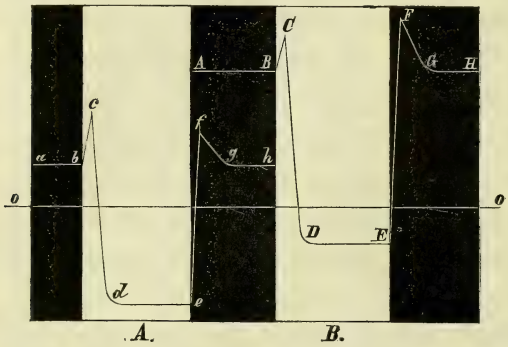


Fig. 2.

Außer diesen ächten negativen Schwankungen kommen solche vor, welche richtiger als Decremente der ersten positiven bezeichnet werden; das Bild (Fig. 3) dieses Verhaltens ist zwar das seltenere, wird aber so vorwiegend von den allerfrischesten und dauerhaftesten Präparaten erhalten, daß wir es für das den normalen Verhältnissen im Auge am nächsten kommende halten müssen, wofür noch gewichtige Gründe mitzutheilen bleiben.

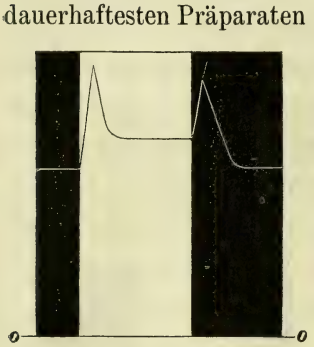


Fig. 3.

Ueber die Größenverhältnisse der beiden positiven Schwankungen ist z. Zt. kaum eine Regel anzugeben: das Bild fällt bald zu Gunsten der ersten Schwankung, bald umgekehrt aus, aber unzweifelhaft erhält sich die zweite mit dem Erlöschen des Lichtes auftretende am längsten. Schwache und minimale erste positive Schwankungen, auf welche nach dem Ablauf der negativen noch sehr kräftige positive folgen, sind etwas ungemein Häufiges. Dennoch pflegt im Anfange die erste + S. zu überwiegen, worauf sich das Verhältniß zunächst umkehrt, um mit dem Zunehmen der negativen wieder das Anfangsbild hervortreten zu lassen. Wir haben indeß auch größere positive Schlußschwankungen auf sehr bedeutende negative und auf starke Stromumkehr folgen gesehen (vergl. Fig. 4).

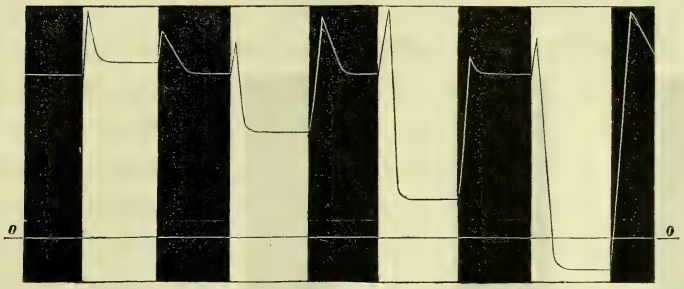


Fig. 4.

Im Allgemeinen nehmen die Schlußschwankungen bei steigendem Dunkelstrom ersichtlich zu, bei abnehmendem ab, aber man ist dann oft über ihre wahre Größe im Zweifel und wird namentlich wo es sich darum handelt festzustellen, ob das Phänomon überhaupt noch vorhanden ist oder nicht, die Fälle vorziehen, wo das Fehlen bei steigendem, die Anwesenheit bei sinkendem Dunkelstrome zu erkennen sind; vergl. Fig. 5. Sinkt der Dunkelstrom schnell und tief genug, so kann die positive Schlußschwankung auch den Anschein eines Decrements der während der Beleuchtung vorangegangenen negativen annehmen, aber es steht dieser Auffassung, wenigstens für den Frosch und abgesehen von den nahezu todten Netzhäuten der Umstand entgegen, daß die negative Schwankung erstens ganz plötzlich aufhört, wenn die Beleuchtung abbricht und daß der Dunkelstrom darauf zweitens nicht allmählich weiter sinkt, sondern erst, nachdem er plötzlich um einen großen Bruchtheil abgenommen hat (vergl. Fig. 6 *A*). Nur wo diese Erscheinungen fehlen und die Curve der negativen Schwan-

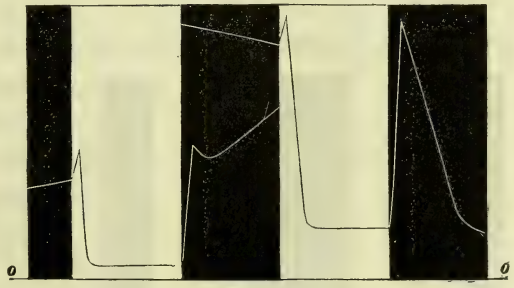


Fig. 5.

kung wie schleichend wieder zurückgeht, wird man sagen können, daß der Eintritt der Dunkelheit keine besondere Reaction hervorrufe; wirklich ereignet sich dies während des Schwindens der letzten Erregbarkeitsreste und an allen Netzhäuten sämmtlicher Thiere (vergl. Fig. 6 *B*).

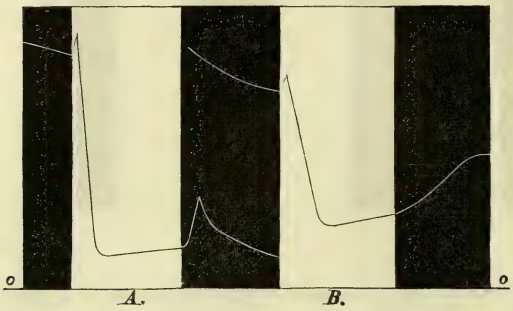


Fig. 6.

In unserer ersten Abhandlung (Bd. III, S. 354) wurde erwähnt, daß die Netzhäute im Leben belichteter Augen sowohl direkt, wie nach mehrstündigem Dunkelaufenthalte bei 0° entweder einen äußerst geringen positiven Vorschlag beim Kommen des Lichtes oder nur eine negative Schwankung zeigten. Demselben Verhalten begegneten wir fast bei der Hälfte der jüngst verwendeten Winterfrösche trotz tagelangem Dunkelaufenthalte in geheizten Räumen, mehr bei großen als bei kleinen Thieren und kürzlich an den soeben hervorkriechenden, sehr trägen Frühjahrsexemplaren mit auffallend trockener Haut. Anders als an den vorgenannten absterbenden Netzhäuten (Fig. 7 *A*) besteht die Erscheinung hier bei kräftigem und haltbarem Dunkelstrome *(B)* und weicht auch die negative, mit constanter Größe während minutenlanger Belichtung anhaltende Schwankung erst der kräftigen positiven Schwankung am Eintritte der Dunkelheit.

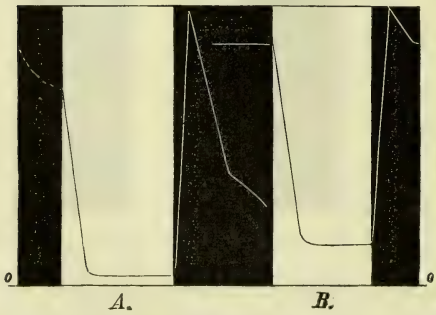


Fig. 7.

Soll endlich noch das Verhältniß der negativen Schwankung zu ihrem positiven Vorschlage bezeichnet werden, so darf als

Regel hingestellt werden, daß dieselbe, sei es als Decrement des Vorschlages, sei es als echte Stromabnahme auftretend, um so größer ausfällt, je kleiner der erste Stromzuwachs beim Kommen des Lichtes ist. Am imposantesten tritt sie dem entsprechend in allen den Netzhäuten auf, wo die erste positive Schwankung am meisten den Namen des Vorschlages verdient, vollends, wo man über diesen im Zweifel ist, oder wo ein solcher wirklich fehlt, also in dem auf zahlreiche Weisen herstellbaren Zustande, der unter den Winterfröschen so häufig ist.

Die vorstehende Uebersicht wird genügen, von der Mannichfaltigkeit der Erscheinungen eine Vorstellung zu geben und irrigen Meinungen zu begegnen, welche sich aus Erfahrungen über ein geringeres Material entwickeln könnten. Wer z. B. die Froschretina ausschließlich im Winter untersuchte, könnte leicht auf den Gedanken kommen, dieselbe verhalte sich der aller übrigen Thiere gleich, während dies, um es vorgreifend zu erwähnen, in Wahrheit so unzutreffend ist, wie es *Holmgren* schon von den Bulbusströmen ausgehend erwiesen hat.

a. Gesetz der constanten Spannungsänderung.

Mit diesem Namen kann eine an allen bisher untersuchten Netzhäuten der verschiedensten Thierclassen trotz zahlreicher sonstiger Differenzen des electromotorischen Verhaltens ansnahmslos gefundene, für jedes Erregbarkeitsstadium und für jede Belichtungsart gültige Gesetzmäßigkeit benannt werden, welche kurz diese ist: Der Wechsel der Richtung des Dunkelstromes ist ohne Einfluß auf Eintritt, Folge, Verlauf und Größe der photoelectrischen Schwankungen, aber diese erhalten sämmtlich entgegengesetzte Vorzeichen.

Es wurde schon erwähnt, daß der Dunkelstrom anfänglich in der Regel rasch, dann langsamer sinke, ohne wesentliche Folgen für die Schwankungen. Das Sinken kann jedoch bis zum

Stromwerthe 0 gehen, ohne daß hierin eine Aenderung eintritt; sobald das Sinken im Dunkeln aber zu kaum wahrnehmbarer Umkehr des Stromes führt, nimmt dieser Strom durch Licht erst ab, dann zu, durch Lichtentziehung abermals ab, bei jeder Abnahme bis zur Umkehr. Die drei Schwankungen sind also der Reihe nach statt + − + jetzt − + − geworden, oder sie liegen über der Abscissenaxe 0, nachdem sie dieselbe geschnitten, genau so, wie vorher. Nimmt die Stromumkehr weiter zu, so daß der neugerichtete Strom, wie oft geschieht, die Werthe des normalen erreicht, so fällt das graphische Bild der Schwankungen unter Bewahrung vollkommener Congruenz mit dem früheren gänzlich unter die Abscisse. Vergl. Fig. 8.

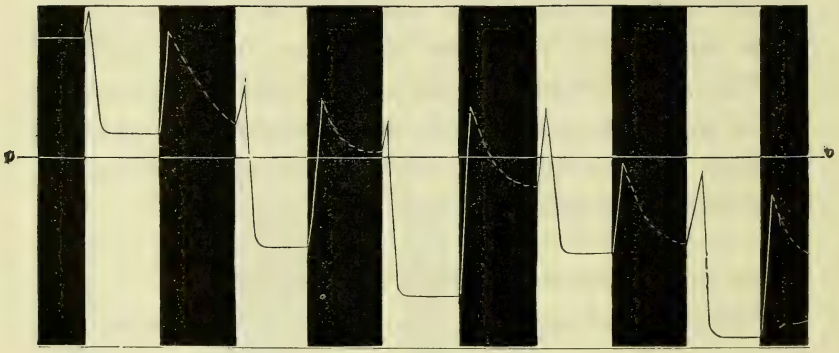


Fig. 8.

Welches die Ursache der Stromumkehr sei, ist augenblicklich nicht zu sagen; wir sahen dieselbe zu allen Jahreszeiten, freilich häufiger im Winter, sehr häufig bei den großen ungarischen Fröschen entstehen, fanden sie aber auch nicht selten an den frischesten Netzhäuten. Oft pflegt der Strom nach einiger Zeit im Dunkeln oder nach einigen Belichtungen wieder normale Richtung anzunehmen; in andern Fällen trat die Umkehr im Laufe der Versuche an einer Netzhaut vorübergehend auf und wiederholte sich, nachdem der alte Strom inzwischen wieder erschienen war. Am häufigsten dürfte die Erscheinung an abster-

benden oder ermüdeten Präparaten sein, wo auf keine Rückkehr des normalen Stroms mehr zu hoffen ist.

Das Gesetz der Umkehr der Erregungsschwankungen durch Wenden des Dunkelstromes bedeutet offenbar, daß die Rück- und Vorderfläche der Netzhaut im erregten Zustande unter allen Umständen immer denselben Spannungsdifferenzen zutreiben, welche Spannungen auch vor dem Belichten bestanden, oder daß die Stäbchenseite ganz unabhängig von der Richtung des Dunkelstromes 1. mit dem Beginne der Belichtung, bei normalem Strome, stärker negativ, bei verkehrtem, weniger positiv bis negativ, — 2. während der Dauer des Lichtes, normal, weniger negativ bis positiv, verkehrt, positiver, — 3. mit Entziehnng des Lichtes, bei richtigem Strome, wieder negativer, bei falschem, weniger positiv bis negativ wird gegen die Faserseite. Oder:

Stäbchenseite
(gegen Faserseite.)

	Normal	Verkehrt
Im Dunkeln:	—	+
1. Licht kommend:	stärker —	schwächer + bis —
2. Licht bleibend:	schwächer — bis +	stärker +
3. Licht fort:	stärker —	schwächer + bis —

Das Gesetz gewährt einen hoch schätzbaren praktischen Vortheil, indem es den Beobachter des Galvanometers in den Stand setzt, nach Ablauf einer einzigen Belichtung sofort zu wissen: 1. wie die Retina zwischen den Electroden orientirt worden, 2. ob sie richtigen oder verkehrten Dunkelstrom habe, — oder ad. 1 zu entscheiden, auch wenn gar kein Strom vorhanden ist. Wie sicher man sich des Vortheils bedienen kann, erfuhren wir oft genug, indem zufällige Verwechslung der Electroden damit entdeckt, oder indem entschieden wurde, was leichter und

gelegentlich ebenso unvermeidlich wie unbeabsichtigt vorkommt und ohne Abheben und genauere Betrachtung des Präparates in gutem weißem Lichte gar nicht zu entscheiden ist, ob die Netzhaut mit der falschen Seite nach oben zwischen die Electroden gerathen war.

Unverkennbar ertheilt das Gesetz der constanten Spannungsänderung den photoelectrischen Schwankungen den Charakter von „Actionsströmen“ und deutet deren Ursachen zugleich als chemische an.

b. Verhältniß der photoelectrischen Schwankungen zu den Belichtungsmomenten.

Wie zusagend es auf den ersten Blick scheinen mag, die erste Doppelschwankung der Wirkung des kommenden Lichtes, die anhaltende Stromabnahme dem dauernd wirkenden, die letzte positive Schwankung dem Uebergange zur Dunkelheit zuzuschreiben, so lehrten doch Belichtungen mit dem Funken der Leidener Flasche, daß sämmtliche drei Schwankungen auch nach instantaner Belichtung auftreten. Indem wir eine *Holz*'sche Maschine mit einer aus 2 kleinen Flaschen bestehenden Batterie 75 Ctm. von der Retina entfernt aufstellten und die Schlagweite am Entlader wechselten, konnten wir durch Drehen an der Kurbel Funken von sehr verschiedener Länge und Lichtintensität einzeln oder in wechselnder Folge wirken lassen. Da man seit *Galvani*'s Urexperiment weiß, wie solche Entladungen zur Erde abgeleitete Froschschenkel aus weiter Entfernung durch die Luft zum Zucken bringen, haben wir natürlich nicht versäumt nachzusehen, ob das Galvanometer beim Ueberspringen der Funken keine Ausschläge zeige, während das Funkenlicht durch einen Schirm von schwarzer Pappe von der eingeschalteten Retina abgeblendet wurde. Da dies bestimmt nicht der Fall war, wenn die Abblendung vollkommen genug erreicht wurde, überdies auch in den Kreis mit Längs- und Querschnitt aufgenommene Froschnerven während rascher Funkenreihen keine Spur von Ausschlägen veranlaßten, so

durften wir auf reine Lichtwirkungen rechnen. In der Mehrzahl der Fälle erzeugten einzelne Funken eine einzige negative Schwankung von raschem Verlaufe und je nach der Funkenlänge von 1—10 mm, von verschiedener Größe (4—80 Scth.), aber die Retina ermüdete davon augenscheinlich schnell, so daß der Dunkelstrom in den Pausen oft nicht zur alten Größe zurückkehrte und die Schwankungen mit jedem neuen Funken erheblich schwächer ausfielen, ja später durch Reihen sich rasch folgender Funken kaum bis zur Anfangsgröße zu treiben waren. Daß die letzteren, anhaltenderen Schwankungen keinem positiven Vorschlage folgten, war ohne Weiteres zu sehen; dieselben schienen aber auch mit keiner positiven zu schließen, da der Rückgang zum Dunkelstrome mit auffälliger Langsamkeit verlief. Schon in der Meinung, daß Instantanbelichtung nur einfache und zwar negative Schwankung erzeuge, wurden wir durch mehrere Versuchsreihen an offenbar weniger schnell zu ermüdenden Netzhäuten mit constanterem Dunkelstrome zweifelhaft. Es kam nämlich vor, daß der erste Funke nur positive und erst der zweite negative Schwankung erzeugte, oder daß die negativen, später bleibenden, auf eine ganze Reihe positiver folgten; und endlich sahen wir einzelne hellere Funken vielfach alle drei Schwankungen hervorbringen. Besonders wo nur positive Schwankungen auftraten, bewirkten dicht gedrängte Reihen der Funken dauernde Zunahme des Retinastromes so lange die Belichtung anhielt, also ähnliche Superponirung der positiven Schwankung, wie wir früher mit flackerndem Gaslicht erzielt hatten [1]). Der unerwartete Umstand, daß instantane Belichtung an besseren Präparaten die dreifache Schwankung, allerdings unter Wegfall des anhaltenden Theiles der negativen, erzeugt, wie jede gewöhnliche Belichtung, verspricht künftigen Bestimmungen des zeitlichen Verlaufes dieser Vorgänge Vortheile.

[1]) Bd. III, S. 376.

Instantanbeleuchtung.

Vers.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung. Scth.	Belichtung.
I.	+74	−10	1 Funke.
	+67	−13	1 „
	+46	−12	1 „
	+46	−19	1 „
	+48	−15	Funkenreihe.
	+48	−15	„
	+56	− 8	1 Funke.
II.	+116	+ 4	1 Funke.
	+100	− 6	1 „
Retina gewendet.	+280 comp.	−10	1 „
	+271 comp.	− 7	1 „
	+265 comp.	−18	Funkenreihe.
III.	+255 comp.	−80	1 Funke.
	+242	0	Funke verdeckt.
	+242	−70	1 Funke.
	+230	−95	Funkenreihe.
	+208	−12	Reihe schwacher Funken.
	+201	−59	Funkenreihe.

Versuch	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung. Scth.	Belichtung.
IV. a	+65	−58	1 Funke.
	+64	+12	1 „
b	−31	− 9	Funkenreihe.
	−30	− 3	1 Funke.
Pigmentirter Augengrund.	?	0	1 „
V. Hellfrosch.	+145	− 5	Funkenreihe.
VI.	+142	+ 5	1 Funke.
		−13	
		+16	
	+137	+ 8	1 „
		−20	
		+13	
	+137	0	Funkenreihe. verdeckt.
	+134	+30	1 Funke.
	+139	+20	Funkenreihe.
		− ?	
		+22	
	+137	+25	1 Funke.

Von den Bulbusströmen erwähnt *Holmgren*, daß sie außer auf Kommen und Gehen des Lichtes auch auf Aenderungen der Intensität während der Belichtung mit Schwankungen antworten. An den Strömen der isolirten Netzhaut ist dies ohne Umstände wahrzunehmen durch die zuckenden Bewegungen der Scala, welche während der die ganze Beleuchtung begleitenden Stromabnahme in dem Maaße auftreten, als die das Präparat beleuchtende Flamme heller wird, wenn der Hahn ruckweise weiter geöffnet wird; und wie unser Auge über eine gewisse Intensitätsgrenze hinaus solche Steigerungen nicht mehr wahrnimmt, so versagten kurz vor Erreichung der größten Helligkeit auch die Bewegungen am Galvanometer. Bei stoßweiße abnehmendem Lichte waren die Erscheinungen, wie im menschlichen Auge die Empfindungsabnahmen

weniger ausgeprägt. Sowohl bei steigender als bei sinkender Intensität wurden nur positive Ausschläge bemerkt.

c. Schwankungen bei schwacher und beschränkter Beleuchtung.

Ohne gegenwärtig eine Bearbeitung des vermuthlich recht exact zu behandelnden Verhältnisses der photoelectrischen Schwankungen zur Lichtintensität bieten zu können, wollen wir uns nicht versagen, wenigstens so viel über die erstaunliche, am Galvanometer kenntliche Lichtempfindlichkeit der isolirten Retina anzuführen, als zur Würdigung und Verbreitung des Untersuchungsverfahrens förderlich scheint.

Schwache Belichtungen.

Vers.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung.	Belichtung.
I.	+ 53	— 2 + 2	bis zu einem blauen Ringe verkleinerte Argandflamme, 50 Ctm. entfernt.
II.	+162	+ 50 —100 + 43	intensives roth.
	+127	— 10 + 24	Gesicht von naher Kerze beleuchtet; Präparat 75 Ctm. davon entfernt.
	+172	— 10 + 20	ebenso.
	+122	+ 25 — 45 + 35	Kerzenflamme; 1 Meter entfernt.
	+128	+ 2 — 20 + 23	ebenso; Präparat aber beschattet.
	+120	— 5 + 2	ebenso; Kerze 3 Meter entfernt.
	—111	— 2 + 8	ebenso; Präparat weniger beschattet.
	+136	— 6 + 6	Streichholz hinter einem Schirm entzündet. Entfernung 2 Meter.
	+130	+ 7 — 17 + 10	ebenso, ohne den Schirm; Entfernung 3 Meter.
	+132	— 4 + 5	Zug an Cigarette. Entfernung 50 Ctm.
	+130	0	Gerade als roth kenntlicher Löhtbolzen; Entfernung 50 Ctm.

Wie man sieht, reagirt das Präparat nahezu auf dieselben Lichtintensitäten, welche auch in unserem Auge deutliche Empfindung erzeugen und wenn es dem menschlichen Auge angesichts des Glühbolzens nachzustehen scheint, so ist zu erwägen, daß die nackte Retina davon nur das zerstreute, durch kein brechendes Medium zu einem kleinen Bilde vereinigte Licht empfing[1]) und daß auch das Froschauge nicht völlig unabhängig von der Erhaltung der Blutcirculation zu denken ist, worauf es wesentlich bei Beantwortung der Frage ankommt, ob der Frosch im Besitze der in dem gerade vorhandenen Ernährungszustande befindlichen Netzhaut geringere Lichtintensitäten wahrnehmen würde, als wir daran mit Hülfe des Galvanometers erkannten. Daß der

---

[1]) Bei solchem Lichte scheint viel auf die Farbe anzukommen, denn es gelang uns z. B. vortreffliche Wirkungen mit jenen vorwiegend blauem Lichte zu erzielen, das die jetzt käuflichen phosphorescirenden Anstriche aussenden, auch wenn dasselbe äußerst geringe Intensität hatte. Durch Herrn Prof. *Quincke*'s Güte mit einer Sammlung phosphorescirender Pulver aus der Fabrik von *Schuchardt* in Görlitz versehen, stellten wir eine Versuchsreihe mit verschiedenfarbig leuchtenden Röhrchen an, indem wir dieselben 2 Ctm. von der Retina entfernt aufdeckten und wieder verhüllten. Die Resultate waren folgende:

Froschretina.	Dunkelstrom in Scth.	Schwankung in Scth.	Phosphorescenzlicht.	Froschretina.	Dunkelstrom in Scth.	Schwankung in Scth.	Phosphorescenzlicht.
I.	+116	0 0	gelbgrün.	II.	+225	(+ 5 −52 +46)	(Gaslicht.)
	+117	−1 +3	gelb.		+181	− 6 +11	Phosphorescenzlicht blau.
	+116	−4 +8	blau.		+165	− 8 +13	"
	+109	−6 +1	blau.		+160	−15 +22	heller blau.
					+161	−21 +30	"

Die hellste blaue Beleuchtung war gleichwol ungenügend, um irgend etwas von dem Retinapräparate sichtbar werden zu lassen.

Rauchversuch in praktischer Beziehung Beachtung verlangt, könnten wir mit mancher ins Dunkelzimmer gelangten Frage und Mahnung belegen.

Ein weiterer Beleg für die hohe Lichtempfindlichkeit der Netzhaut gegen Lichtspuren ergiebt sich aus dem einfachen Versuche, ein Stückchen der hinteren Augenhälfte mit der Vorderseite auf eine Lungenelectrode zu legen, die Rückseite an der Sclera abzuleiten und nicht mehr Licht zutreten zu lassen, als nöthig ist, um das Präparat eben zu erkennen. Es erfolgen darauf jedesmal deutliche Ausschläge, sei es weil die Chorioïdea zuweilen nicht ganz undurchsichtig ist, oder weil etwas Licht von den Schnitträndern her seitlich in die Retina eindringt.

Das letztere Experiment veranlaßte einige Versuche mit localer Belichtung. Die Netzhaut wurde möglichst vom Glaskörper befreit gegen eine fast papierdünne, mit einem Loche von 1 mm Durchmesser versehene Platte aus Hartgummi, so glatt als es ging, ausgebreitet und mittelst der Unterlage in einer verticalen Ebene an einer Stelle fixirt, wohin zuvor auf weißem Grunde das sehr kleine scharfe Bild eines am Sciopticon angebrachten Spectralspaltes entworfen war. Um die Membran an ihrem Orte bequem ableiten zu können, war das Loch der Platte gleich anfangs mit einer geeigneten Froschlunge, die an der Vorderseite nur eine leichte knopfartige Erhebung unter der Retina bildete, ausgestopft worden, deren anderes Ende gegen die Electrode lehnte. Vorn berührte die zweite, von oben her zuragende, gekrümmte Electrode die Faserseite in ungefähr gleicher Ausdehnung, wie die hintere die Stäbchenseite. Das Bild wurde mittelst der Projectionseinrichtung an die gewünschten Stellen der Retina geführt, durch Abblenden nach Belieben ausgelöscht oder erzeugt.

Belichtung durch kleinste Bilder.

Ableitung etwa 2 mm. neben der Papille.

Dunkelstrom. Scth.	Schwankung. Scth.	Belichtung.
+108	−6 +4	Bild unten.
+102	−7 +2	„ „
+ 91	−6	„ noch tiefer.
+ 91	−5 +6	„ höher.
+ 83	−9 +4	Bild den Electroden näher.
+ 79	+2 −9 +3	Ganze Fläche schwach beleuchtet.
+ 72	−2 +2	Bild seitlich, ganz am Rande.
+ 65	+2 −5 +2	Streichholzflamme.

Aus der Tabelle ist zu entnehmen, daß die am weitesten vom Ableitungsorte auffallenden Bilder im Sinne der erhobenen Bedenken wirkten: die Schwankungen wurden gering und entbehrten des ersten positiven Vorschlages.

Hiernach scheint es unmöglich, einen Theil der Retina zu belichten, ohne daß nicht von jedem anderen Stromschwankungen abzuleiten wären. Es mag dies so sein, schon weil die electrischen Vorgänge, wenn sie wirklich nur am Orte des Bildes entstehen, innerhalb des flachen breiten Leiters, welchen die Retina darstellt, nicht in der Weise localisirt bleiben können, wie etwa in einem schmalen cylindrischen Nerven oder Muskel; und electrische Reizversuche an der Membran, worin die Reizelectroden ungefähr den Ort des Bildes einnahmen, während die zur Bussole ableitenden Electroden die genannte Anlage hatten, belehrten in der That darüber, wie sehr man sich vor Stromschleifen zu hüten habe[1]).

[1]) Ohne auf diese Beobachtungen viel Gewicht legen zu dürfen, mag bemerkt werden, daß der Versuch nur positive Schwankungen ergab, welche

Es giebt aber noch einen andern, leider unvermeidlichen Umstand, der die Entscheidung auf diesem Wege unmöglich macht und dieser liegt in der Zerstreuung des Lichtes innerhalb der Retina. Wir hatten das von einer Linse entworfene Bild mit Hülfe von Diaphragmen so scharf gemacht, daß es auf der, genau in derselben Ebene, welche nachher das Präparat einnahm, befindlichen weißen Papierfläche aufgefangen dem empfindlichen Auge des im Dunkeln verweilenden Beobachters keine merklichen Zerstreuungskreise zeigte, selbst nicht, wenn das Bildchen dem Auge verhüllt wurde; sobald dasselbe aber auf die Retina fiel, war es undeutlich, eigentlich nur noch ein glitzernder Streif, und die ganze Membran wurde mehr oder minder sichtbar.

d. Dauer der Erregbarkeit isolirter Netzhäute.

Die Thatsache, daß $^1/_2$ bis 1 Stunde aufbewahrte exstirpirte Froschbulbi gewöhnlich eine schwach oder gar nicht mehr photoelectrisch reagirende Retina enthalten (vergl. Bd. III, S. 359) scheint sowohl dem nach Stunden zu messenden Anhalten der Erregbarkeit isolirter Netzhäute, wie der bekannten, lange bemerkbar bleibenden Verengung der Pupille auf Licht zu widersprechen, falls die Irisreaction am ausgeschnittenen Bulbus wirklich von einer Netzhauterregung ausgeht[1]). In einer Beziehung wird der Widerspruch vielleicht durch unsere früher ausgesprochene Annahme gelöst, daß es sich *im* Bulbus um eine Erstickung handle, wenn man erwägt, daß die an feuchter Atmosphäre befindliche nackte Retina dieser nicht unterliegt; das Folgende wird hierüber und über den zweiten Punkt Aufschluß geben.

Exstirpirte aber unverletzte Bulbi verlieren bekanntlich rasch die ursprüngliche Spannung und sinken später beträchtlich ein.

während des Tetanisirens anhielten und bei Rollenabständen am Schlitten, die unbedenklich scheinen könnten, auftraten. Das Inductorium war mit der *Helmholtz*'schen Einrichtung versehen.

[1]) Vergl. *Edgren:* Jahresber. v. Hoffmann u. Schwalbe f. 1878. S. 105.

Untersucht man ihre Netzhaut nach 3—4 Stunden, wenn das Einsinken den höchsten Grad erreicht hat, so findet man sie wirksam, während die 1—2 Stunden alten, wenig gerunzelten Augen unwirksame Retinae enthalten. Die Erregbarkeit kehrt also auch im Bulbus wieder, ähnlich, obschon nicht bis zu dem Grade, wie wenn man eine im Auge nach einer Stunde scheintodt gewordene Netzhaut zwei Stunden an feuchter Luft im Dunkeln hält. So wird es denn auch begreiflich, daß Netzhäute, welche 24 Stunden in der feuchten Kammer aufbewahrten Augen entnommen werden, noch Reste der photoelectrischen Reaction aufweisen.

Exstirpirte Bulbi 24 St. bei 12° C. in feuchter Luft erhalten.

Versuch.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung. Scth.	Belichtung.
I.	+ 40	— 1	weiß.
	+ 1	— 5	„
	— 7	+ 5	„
		— 3	
II.	+ 78	—11	roth.
		+ 4	
	+ 70	—10	weiß.
		+ 4	
	comp.	—10	„
		+ 3	
III.	+106	— 6	roth.
		+ 2	
Auge z. Th. hell gehalten.	+ 96	— 8	weiß.
		+ 3	
IV.	+105	—15	roth.
		+ 5	
Auge z. Th. hell gehalten.	+ 83	—18	weiß.
		+ 2	
Retina, ohne Zusatz, 24 Stunden in feuchter Luft.			
	+ 55	+ 3	weiß.
		— 2	
		+ 2	
	+ 52	+ 5	„
		— 2	
		+ 1	
Retina ½ St. in NaCl 0,5 pCt.			
	+ 89	+ 1	weiß.
		— 3	
		+ 3	

Die hier verzeichneten Resultate auf scheintodt gewesene und wiederbelebte Retinae zu beziehen, berechtigt uns außer den vorgenannten Beobachtungen die ältere Erfahrung über die Erholung in CO_2 erstickter Retinae durch Lüftung (Bd. III, S. 361), und wenn die Erholung im Bulbus nicht so vollkommen ist, wie man es nach dem Verhalten nackter Retinae vielleicht verlangt, und nach der CO_2-Erstickung leicht erzielt, so wird dies daran

liegen, daß die O- und CO_2-Diffusion durch die starken Hüllen des Auges zu langsam ist. Auch ist daran zu erinnern, daß die Dauer des Scheintodes durch Erstickung von Einfluß auf die Geschwindigkeit und den Grad der Erholung ist.

Ob die intraocularen Druckänderungen auf die Gasdiffusion im exstirpirten Bulbus besondern Einfluß haben, wäre wegen des merkwürdigen Umstandes, daß die Retina, wenn der Bulbus noch gespannt ist, erstickt, nachher, wenn er schlaff ist, sich erholt, zu untersuchen. Jedenfals werden die Netzhäute nach 24 Stunden schwächer lichtreagirend gefunden, wenn der Bulbus in NaCl-Lösung von 0,5 pCt. liegt und nicht einsinkt, sondern prall bleibt. Vier so behandelte Froschaugen gaben zwei Retinae mit verkehrtem, zwei mit normalem Dunkelstrome; alle Schwankungen betrugen nur — 2 bis — 4 und + 1 bis + 2 Scth. und erschienen ausschliesslich beim Kommen des Lichtes.

Das gewohnte Mittel isolirte Gewebe mit NaCl von 0,5 bis 0,75 pCt. zu erhalten, schlägt bei der Netzhaut fehl. In den meisten Fällen wurden in flache Schichten der Salzlösungen versenkte Retinae schon nach 30 Min., sicher nach 1 Stunde reactionslos gegen Licht gefunden und nach dem Liegen an feuchter Luft nicht wieder erregbar, trotz wohl erhaltenem, normalem Dunkelstrome. Die richtige Lösung zur Lebendconservirung dieser Gewebe ist also noch zu suchen und schwerlich im Glaskörper der zugehörigen Augen zu finden, da alle Netzhäute darin bekanntlich quellen und opak werden, um so eher, je mehr man der Flüssigkeit Zutritt zu beiden Seiten der Membran oder zu den Schnitträndern gestattet.

Das beste Mittel, die Netzhaut im isolirten Zustande erregbar zu erhalten, das wir angeben können, besteht in der Ausbreitung über die zum Ueberziehen der Electroden präparirten Froschlungen und Aufbewahren in der feuchten Kammer, und da es dann auch ungefährlich ist, sie mit kleinen Tropfen NaCl-

Lösung zu befeuchten, so giebt es wenigstens eine Art, um direkte Vergiftungsversuche daran anzustellen. Wir haben dazu eines der wesentlichsten Gewebsgifte, das Chlorkalium, verwendet und gefunden, daß dasselbe in Lösungen von $^1/_2$ pCt. aufgetröpfelt, gewöhnlich in 5 Min., sicher in 10 Min. die Retina völlig unfähig macht, auf Licht electrisch zu reagiren. Der Dunkelstrom erhielt sich so lange normal.

In ähnlicher Weise läßt sich die Wirkung des Chloroforms schnell demonstriren, dessen es sonst großer Mengen und längerer Aufnahme, mindestens bis zur allgemeinen, auch das Herz betreffenden Reactionslosigkeit bedarf, um die Schwankungen der Retina stark herabzusetzen oder aufzuheben. Unvollkommen narkotisirt gab die Netzhaut zunächst keine erste positive Schwankung mehr, die beiden andern Schwankungen schwächer; aber wie die gänzlich reactionslos gewordene, stärker chloroformirte nach 2stündigem Liegen an reiner feuchter Luft wieder alle drei Schwankungen aufwies, so gab die schwächer betroffene nach kaum einer Stunde den positiven Vorschlag wieder.

Unter den am lebenden Frosche verwendeten Giften haben wir als wirksam Pilocarpin und salicylsaures Natron zu nennen, nicht Atropin und Curare[1]), doch bedarf es bei ersteren, von denen das Salicylat beim Menschen das Sehvermögen stark herabsetzen soll, beträchtlicher Dosen.

Vergiftung mit Pilocarp. mur. 0,1 gr.

Nach 6 St. Herz schlägt.

Versuch.	Dunkelstrom.	Schwankung.	Belichtung.
I. a	+ 20	— 10 + 2	Gasflamme.
Retina gewendet.	+ 13	— 9 + 3	”

[1]) Die Schwankungen der Bulbusströme fanden *Dewar* und *M'Kendrick* nicht beeinflußt von Curare, Santonin, Atropin, Morphin und dem Extract der Calabarbohne.

Versuch.	Dunkelstrom.	Schwankung.	Belichtung.
	+ ?	— 4 + 2	roth.
	+ ?	— 5 + 2	weiß.
b	+ ?	— 5	„
		0	„

2 Stunden nach der Vergiftung.

II.	—122[1])	— 1 + 3 — 3	Gasflamme.

Vergiftung mit 0,5 gr. salicyls. Natron.

Nach 2½ Stunden; Herz reactionslos, Muskeln und Nerven noch erregbar.

III.	+ 77	0	Gasflamme.

3 Stunden nach 0,1 gr. salicyls. Natron.

IV.	+158	+ 17 — 55 + 21	Gasflamme.
	+197	+ 15 — 62 + 23	„

6 Stunden nach Vergiftung mit 0,1 gr. Atropin. sulf.

V. a	+205	—109 + 90	roth.
	+191	—155 + 70	weiß.
b	+225	— 90 + 51	„
	+ 72	+ 1 — 31 + 24	roth.
	+ 57	+ 2 — 32 + 18	weiß.

[1]) Das negative Vorzeichen des Dunkelstromes bedeutet hier und in allen folgenden Tabellen abnorme, umgekehrte Richtung des Retinastromes.

B. Electrische Vorgänge am ganzen Auge.

Die vorstehenden Beschreibungen des electromotorischen Verhaltens der Retina sind nicht ganz in Uebereinstimmung mit den Angaben der früheren Beobachter, welche statt der Retina den Augapfel oder Stücke desselben benutzten. *Holmgren*, bei dem sich bis jetzt freilich keine numerischen Angaben finden, stellt für den Froschbulbus das Grundgesetz auf, wonach 1. das Kommen des Lichtes eine positive Schwankung, 2. Lichtentziehung abermals + S. erzeugen; er spricht sich aber weder im Allgemeinen über das Verhalten des Stromes während der Dauer des Belichtens aus, noch über irgend eine der ersten positiven Schwankung unmittelbar folgende Erscheinung. Dagegen erhielten *Dewar* und *M'Kendrick*, welche über die Vorgänge zwischen den beiden Schwankungen etwas erwähnen, am Froschbulbus ähnliche Resultate, wie wir an der Retina, nämlich unter Umständen nach der ersten + S. bald ein geringes Zurückgehen dieser, bald einen Umschlag zu wirklich negativer, zuweilen sogar, wie wir es an veränderten Netzhäuten fanden, beim Kommen des Lichtes nur — S. Sollte der erstere Fall beim Bulbus als die Regel betrachtet worden sein, so würde derselbe mit *Holmgren*'s Worten vereinbar bleiben, da eine bloße Abnahme der + S., ohne wirkliches Herabgehen unter die Höhe des Dunkelstroms, auch in den Begriff einer + S. aufgenommen werden kann, jedenfalls die Bezeichnung negativer Schwankung nicht ohne Weiteres verdient. Indeß ist dieses Verhalten bei der isolirten Retina jedenfalls das seltenere und die echte negative Schwankung so sehr die überwiegende Erscheinung, daß wir, in der Meinung, *Holmgren*'s Angaben müßten auch für die Retina selbst Geltung haben, und in dem Wunsche mit einem so sorgfältigen Beobachter ins Einvernehmen zu kommen, zu verfehlten Erklärungsversuchen gelangten, welche sachkundigen Lesern unserer vorigen Abhandlung wol erkennbar geworden sind. Im Augenblick glauben wir nicht zu

irren, wenn wir die vorausgesetzte Uebereinstimmung des Verhaltens zweier so verschiedener Objecte, wie des ganzen Auges und der nackten Netzhaut fallen lassen und auch nach der Aeußerung *Holmgrens* über eigene, von ihm an der letzteren angestellte Beobachtungen, diese für das nehmen, wofür er sie selbst ausgab, nämlich als ganz gelegentliche, zur beiläufigen Stütze des Ausspruches, daß die electrischen Erscheinungen am Bulbus vornehmlich von der Retina herrührten, vorgebracht. Aus den Sätzen[1]): *„Denselben Gegensatz findet man auch, wenn man die isolirte Retina für sich dazu benutzt, obwohl es sich von selbst versteht, daß dieses weiche Gebilde weniger brauchbar ist zu eingehenden Untersuchungen dieser Art.“* — — *„— — Daß es mir mitunter, wenn auch lange nicht immer gelungen ist, dieselbe Schwankung an der isolirten Retina selbst zu demonstriren.“* — — und aus dem Umstande, daß diese Sätze in keiner der schwedischen Publicationen *Holmgrens* (vergl. dessen Anmerk. Bd. III, S. 313), sondern erst 10 Jahre später in der deutschen Veröffentlichung Aufnahme fanden, geht überdies hervor, daß das Object z. Zt. als es den in Rede stehenden Untersuchungen dienen sollte, noch keineswegs dazu brauchbar hergerichtet zu werden pflegte, wie man es jetzt freilich mit Hülfe der inzwischen üblich gewordenen Handgriffe, die trotz ihrer Einfachheit doch erst gelehrt werden mußten, leicht vermag. Damit und durch den weiteren Umstand, daß auch die leere Hohlschaale des Augengrundes oder Stücke dieser sich nicht dem Bulbus, sondern der isolirten Retina gleich verhalten, sind jetzt alle Schwierigkeiten gehoben.

Was man an der isolirten Retina niemals, am frischen Bulbus ausnahmslos sieht, ist das Fehlen des negativen Nachschlages beim Kommen des Lichtes, m. a. W. das Anhalten des ersten Stromzuwachses während der ganzen Dauer der Belichtung, ohne jegliches Decrement und dies bezeichnet so sehr das Normalverhalten (vergl. Fig. 9 *A*), daß wir z. B. aus den graphischen

[1]) Bd. III, S. 298 u. 313.

Darstellungen von *Dewar* und *M'Kendrick*, welche nirgends den glatten, zur Abscisse parallelen Verlauf des von der ersten bis zur zweiten positiven Schwankung reichenden Curvenstückes, den wir während minutenlanger Belichtungen zu constatiren vermochten, zum Ausdruck bringen, mit Sicherheit auf die Verwendung verletzter, ermüdeter oder absterbender Bulbi *(B)* schließen können.

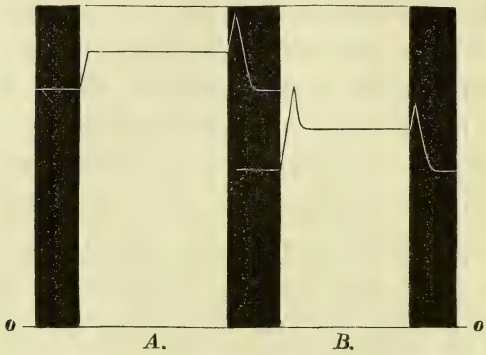


Fig. 9.

Der Dunkelstrom des Froschbulbus ist von *Holmgren* schon so ausführlich erörtert, daß wir uns beschränken, nur auf die Constanz und Größe desselben aufmerksam zu machen. Bei starker Anordnung fliegt das Scalenbild in der Regel schnell aus dem Bereiche des Fernrohres, so daß überhaupt nur mit dem Compensator zu beobachten ist. Dagegen imponiren die Schwankungen auf Belichtung ungleich weniger als bei der Retina: hier an Ausschläge von 50—150 Scth. gewöhnt, muß man am Bulbus gewöhnlich mit 20 Scth., oft mit kaum halb so vielen zufrieden sein; doch sind uns ausnahmsweise 50—60 Scth. vorgekommen. Gleichwohl genügen ungemein geringe Lichtintensitäten zur Erzeugung unzweifelhafter, ablesbarer Ausschläge, wie dies *Holmgren* schon anführte und *Dewar* und *M'Kendrick* bestätigten, denen Mondlicht dazu nicht versagte, obschon jene minimalen Lichtspuren, deren Wirksamkeit uns an der nackten Retina überraschte, wie das Glimmen einer Cigarette, Bescheinen mit phosphorescirenden Pulvern u. dergl. für den Bulbus unzureichend sind. Wenn man überhaupt nur Wirkung am Galvanometer sehen will, so kommt daher nicht viel auf Einrichtungen

und Belichtungsweise an, denn man braucht dazu nur einen Bulbus von einem beliebigen Poikilothermen aus der Orbita zu nehmen, ohne weitere Präparation mit dem vorderen und hinteren Pole zwischen die Thonstiefel zu bringen und irgend welches mäßige Licht zutreten zu lassen. Wer den einfachen Versuch machen will, wird sicherlich von dem Erfolge überrascht sein und sich entweder wundern, daß derselbe so lange unbekannt geblieben, oder Mißtrauen gegen die Mitwirkung der Netzhaut fassen, obgleich weder Stücke pigmentirter Haut, noch sonst irgend ein Organ oder Gewebe Gleiches zum Vorschein bringen.

Da der Bulbus außer der Retina noch so vieles andere enthält, daß er für uns nach der langen Beschäftigung mit der ersteren ein neues Feld der Bearbeitung darstellte, sind wir dem Schicksal nicht entgangen, ebenfalls mancherlei mißtrauische Bedenken widerlegen zu müssen, bevor wir die überraschenden Wirkungen des Lichtes sämmtlich glaubhaft fanden. Unsere schon beschriebene Einrichtung zur Beleuchtung des Froschauges gestattete z. B. das Licht allein durch die Cornea einfallen zu lassen und es, indem man den Spiegel verhüllte, von der Retina fern zu halten. Eine einfache Controle gegen thermische Wirkung unsichtbarer Strahlen schien es daher zu sein, indem man das Licht plötzlich auftauchen und bei verdeckter Cornea nur auf die Sclera wirken ließ. Unvermuthet erschienen darauf die gewohnten Schwankungen, nur schwächer als bisher; da aber Einschalten des Wasserkastens daran nichts änderte, mußte doch Licht ins Innere des Auges gedrungen sein. In den meisten Froschaugen ist dies wesentlich das durch den Sehnervenstumpf und die Papille eindringende, vollkommen genügende Licht, denn wenn man den Opticusansatz möglichst vom Lichte abwendet und mit der Electrode gut bedeckt, fallen die Schwankungen gewöhnlich fort. Zum Unglücke galt dies jedoch für die ersten Augen, an

denen die Erscheinung bemerkt wurde, nicht[1]); es mußte also noch Licht durch die tiefschwarze Chorioïdea zur Netzhaut gelangen und eine genaue Untersuchung dieser Augen ergab wirklich, daß sie, mit schwarz verklebter Papille in ein passendes Loch eines großen schwarzen Schirms gefaßt, gegen helles Licht gehalten und durch die Cornea betrachtet innen gelblich erleuchtet schienen. Dieselbe Beobachtung nur an dem Augengrunde (sammt der Retina) angestellt, zeigte die Ursache in einer sehr kleinen unweit der Papille gelegenen helleren Stelle, seltener in allgemeiner Durchsichtigkeit der ganzen Chorioïdea. Am Frosche war dies bisher unbekannt[2]) und es gilt auch nur für eine Minorität dieser Thiere; doch schien es häufig bei den großen Exemplaren zu sein, fast constant bei den ungarischen[3]).

[1]) **Bulbus.**

Vers.	Dunkelstrom.	Schwankung.	Belichtung.	Bemerkungen.
I.	+318	+12	Licht durch Cornea.	
	comp.	+10	Licht fort.	
	+291	+ 7		
		+ 4	"	
	+317	+ 6	nur von der Seite u.	
		+11	durch die Sclera.	
	+319	+ 2	nur durch d. Sclera.	
		+ 4		
	+313	+ 2	Fast glühender Bolzen sehr nahe an Sclera.	
	+376	+ 5	L. durch Sclera	
		+ 6		
	+283	+ 2		
		+ 7	" "	Opticusstumpf dem Lichte entzogen.
		+ 3		
		+ 7	" "	"
II.	+200	+ 8	durch Cornea	
		+ 8	allein.	
	+200	+15	durch Cornea,	
		+15	Sclera u. Papille.	
	+200	+10	durch Sclera	Opticusstumpf
		+ 9	allein.	verdeckt.

[2]) Vergl. Bd. I, S. 230.

[3]) Bei den ungarischen Fröschen sind auch scharf umschriebene, meist streifenförmige Pseudooptogramme (vergl. Bd. I. S. 232) ungemein häufig.

Die folgenden Tabellen sind bestimmt, zunächst Beispiele für die Größe der am unversehrten Bulbus auftretenden Schwankungen und für das Verhältniß derselben zu einander zu geben.

Vers.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung. Scth.	Belichtung.	Bemerkungen.
I.	+396 Comp.Kupferdraht von 0,8 mm. = 210 mm.	+ 9	Licht kommt.	Ableitung: Cornea und N. opt.
		+17	„ fort.	
	+340	+ 6		Ableitung: Cornea und Aequator.
		— 2	„	
		+ 6		
	+381	+11		Ableitung: Cornea und Punkt nahe der Papille.
		— 2	„	
		+ 1		
	+381	+10		„
		— 1	„	
		+13		
	+100	+11		Ableitung: Cornea und etwas hinter dem Aequator.
		— 2	„	
		+14		
II.	+327 (Comp. 85 mm.)	+60	Licht kommt.	Vor 18 Stunden mit großer Dosis Curare vergiftet.
		+ 9	„ fort.	
	+329	+61		
		+ 9	„	
III.	+320 (Comp. 115 mm.)	+ 4	Licht kommt.	Ableitung: Cornea und N. opt.
		+ 5	„ fort.	
	+329	+15		„
		— 2	L.	
		0	L. f.	
	+337	+ 6	Licht kommt.	„
		— 2		
		+ 9	„ fort.	
IV. a	+101	+ 2	Licht kommt.	Ableitung: Cornea und N. opt.
		+ 3	„ fort.	
b	+280	+ 8		„
		+ 8	„	
V.	— 66	— 5	L.	
		0	L. f.	
	— 61	— 4	L.	
		0	L. f.	
	— 59	— 3	L.	
		+ 4		
		— 1	L. f.	

Vers.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung. Scth.	Belichtung.	Bemerkungen.
VI. a	+206 comp.	+ 4 + 5	sehr schwaches Licht; weiß.	
	+ 98	+ 1 + 2	grün.	
	+ 97	+ 8 + 8	heller grün.	
	+ 92	+ 5 + 8	„ „	
	+ 93	+ 2 + 2	grün.	
VI. b	+150	+10 +10	weiß.	
	+150	+ 3 + 5	grün.	
VII.	+284	+27 +14	weiß.	
	+259	+10 +10	grün.	
	+261	+0,5 +1,5	grün, sehr dunkel.	
	+262	+ 6 + 8	weiß, sehr schwach.	
VIII.	+195 mm Comp.	+ 7 — 3 + 1	weiß.	
	+170 „ „	+ 6 — 3 + 1	weiß.	
	+ 65 „ „	+ 5 —13 + 3	weiß.	Bulbus geknetet.
IX. a	+183	+ 3 + 1	weiß.	Frosch 1½ St. in der Sonne, darauf ¼ St. im Dunkeln.
	+194	+ 3 + 1	„	„
b	+212	+ 5 + 1	„	„
X. a	+261 Comp. 80 mm	+ 2 + 0	weiß.	Frosch ½ St. in Eis besonnt.
	„ 73 „	+ 4 + 1	„	„
	„ 70 „	+ 3 + 1	„	„

Vers.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung. Scth.	Belichtung.	Bemerkungen.
X. b	Comp. 72 mm	+ 4 + 2	weiß.	zweiter Bulbus 1/2 St. im Dunkeln gelegen.
	„ 73 „	+14 + 2	„	„
	„ 77 „	+ 5 + 2	„	„
XI.	Comp. 83 mm	+ 3 + 3	weiß.	2 St. in der Sonne, 3/4 St. im Dunkeln.
	„ 90 „	+ 8 + 4	„	„
	„ 45 „	+ 4 + 5	„	1/2 St. später.
XII. a	+ 49	+ 1 + 1	weiß.	Frosch nach 1 1/2 St. direkt aus der Sonne.
b	+168	+ 3 + 2	„ „	„

Hieraus entnimmt man, daß die beiden Schwankungen in vielen Fällen gleich sind, daß im Allgemeinen die erste die zweite nicht selten stark überwiegt, daß aber auch das Umgekehrte, obwohl am seltensten vorkommt; außerdem, daß für die Bulbusstromschwankungen dasselbe Gesetz wie für die der Retina gilt, nämlich Umkehr ihrer Vorzeichen, wenn der Dunkelstrom wendet. Da die Bulbusströme im Ganzen recht haltbar sind, begegnet man diesem Falle jedoch nur ausnahmsweise.

Sehr in die Augen fallend ist die Abschwächung der Schwankungen durch vorausgegangene starke Belichtung (bis zur Bleichung des Sehpurpurs) und es ist dies eines der vielen Mittel, gegen Licht fast indolente Augen zu erzielen, in denen man die Retina für ähnlich afficirt halten könnte, während diese, sogleich isolirt, noch mächtige Schwankungen zeigt.

Endlich belegt die Tabelle das schon erwähnte Anhalten des ersten Stromzuwachses während der ganzen Belichtungsdauer, welches so sehr die Regel ist, daß selbst ein kleines Decrement zu den Seltenheiten gehört. Echte negative Schwankungen treten

gar nicht auf, es sei denn, daß der Bulbus stark gedrückt oder verletzt worden. Da Letzteres an gewissen Stellen des vorderen Abschnittes beim Säubern des Auges von seinen Muskeln oder durch zu kurzes Abschneiden des Sehnerven leicht unabsichtlich geschieht und nicht immer gleich entdeckt wird, sind hier Irrthümer möglich; einmal mit den Folgen bekannt, wird man nachträglich den Fehler stets entdecken, wenn einmal negative Schwankung constatirt worden ist. Natürlich gilt dies nur für frische Augen, denn nach der Exstirpation häufig und intensiv belichtete oder im Dunkeln absterbende verrathen die innere Alteration oft in derselben Weise, obschon es auch an solchen nicht über das Decrement hinaus zu kommen braucht und der Zustand eher und häufiger durch Schwäche der Schwankungen überhaupt, wie vornehmlich durch Wegfallen der zweiten positiven charakterisirt wird.

Da das Froschauge auf seiner Retina ebenso scharfe Bilder äußerer Objecte empfängt, wie jedes andere gutsehende Wirbelthierauge[1]), so war daran partielle Belichtung der Retina in nicht direkt oder minder günstig abgeleiteten Gegenden des Augenhintergrundes, die an der isolirten Netzhaut unüberwindliche Schwierigkeiten fand, ausführbar, freilich unter neuen, jetzt die Ableitung betreffenden Hindernissen, indem man sich sagen mußte, jeder Punkt der hinteren Retinafläche werde von der Sclera, jeder der vorderen vom Glaskörper etc. und der Cornea abgeleitet, namentlich wenn die Electrodenlage den starken Anordnungen folge. Indeß ließ sich die letztere zu Gunsten der Aufgabe variiren und überdies lag in den bekannten Unvollkommenheiten der peripheren (vorderen) Zonen der Retina Anlaß vor, das Experiment nicht zu übergehen. Wir legten die Cornea mit horizontaler Sehaxe gegen ein pupillenweites Loch in einem großen verticalen Pappschirm und setzten hinter diesem die Electroden an den Bulbus, die eine nahe vor den Aequator, die andere eine

[1]) Vergl. Bd. I, S. 231.

Strecke weit dahinter, oder auch die eine soweit thunlich nach hinten, während die andere den Opticusstumpf berührte. Vor dem Schirm wurde ein 75 Ctm. langer Faden befestigt, dessen anderes Ende zu einer Kerze führte. Indem man die Kerze an dem gespannten Faden umherführte und verschiedene Punkte einer Kugelfläche im Raume einnehmen ließ, fielen die Bilder der Flamme auf die zugehörigen Punkte des Augengrundes, z. Th. weit entfernt von dem die Electroden verbindenden Meridiane und nach Wunsch auf centrale und periphere Zonen der Netzhaut.

Schwache Anordnung, vordere Anlage der Electroden.

Vers.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung. Scth.	Belichtung.
I.	+13	+17	stark.
	+46	+ 5	Kerze 75 Ctm. entfernt.
	+65	+ 4	Bild zwischen den Electroden ziemlich peripherisch,
	+58	+ 7 + 3	ebenso, centraler.
	+65	+11	Bild central.
	+66	+ 1	Bild peripher, auf der den Electroden gegenüber gelegenen Seite.
	+64	+ 2 + 3	intrapolar, peripher.
	+63	+ 1 + 4	central.
	+73	+ 3 + 4	intrapolar, centralwärts.
	+77	+ 3 + 4	extrapolar, central.

Hintere Anlage der Electroden.

II.	−40	− 2 − 4	Bild central.
	−38	− 5 − 2	extrapolar.
	−36	− 5 − 2	„ andere Seite und ziemlich peripher.
	−36	− 3 − 2	intrapolar.
	−34	− 3 − 3	central.
	−36	− 3 − 2	extrapolar.

Wie man sieht sind Differenzen der Schwankungen vorhanden, aber nur da deutlich und verständlich, wo es sich um die Belichtung centraler oder peripherer Theile des Auges handelt.

Electrische Instantanbelichtungen ergaben immer nur einfache positive Schwankungen der Bulbusströme, Reihen von Funken kaum Steigerungen der Ausschläge, die jedoch bald dauernd wurden; eine zweite + (Schluß-) Schwankung nach dem Abbrechen der Reihe ist nicht beobachtet. Da der Bulbus Muskeln und Nerven enthält, die durch entfernt überschlagende Funken betroffen werden könnten, wurde die oben bei der Retina erwähnte Controle durch Abblenden nicht unterlassen; doch erwies sich die Befürchtung als grundlos:

Vers.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung. Scth.	Belichtung.
I.	+166	+6	1 Funke.
	+176	+7	1 „
	+173	+3	1 „
	+168	0	Funken verdeckt.
	+159	0	viele kleine Funken in rascher Folge. Pause.
	+144	+5	Funkenreihe.
	+135	+5	1 Funke.
	+129	+7	rasche Folge.
II.	+277	+5	1 Funke.
	comp.	+4	1 „
	„	+3	Reihe von Funken.
	„	+5	1 Funke.
	„	+6	Funkenreihe.

Im Anschlusse hieran zeigt das Folgende, wie intermittirendes, weniger jäh aufblitzendes Licht, als das der electrischen Funken, die Schwankungen steigert, ähnlich wie Tetanisiren die des Muskel- oder Nervenstromes. Der Nachwirkungen wegen, die uns intermittirendes Licht so bald continuirlich erscheinen lassen, wurden nur geringere Frequenzen angewendet, im Mittel 10—16

pr. Sec. Die Einrichtung war dieselbe, wie bei den Versuchen an der Retina.

Vers.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung. Scth.	Belichtung.
I.	+ 80	+ 9	constant.
		+ 5	
	+ 55	+24	intermittirend.
		0	dunkel.
II.	+362 comp.	+10	constant.
		+15	
	+345	+47	intermittirend.
		+ 6	
	+346	+45	intermittirend,
		+ 2	plötzlich constant,
		+10	dunkel.
	+367	+30	intermittirend,
		+ 4	plötzlich constant,
		+ 6	dunkel.

C. Bulbus und Retina.

Nach den im Vorstehenden aufgedeckten Differenzen der vom Gesammtauge und von der Retina allein zu erhaltenden Stromesschwankungen, mußte die Aufgabe, die einen auf die anderen zurückzuführen, von Neuem in Angriff genommen werden. Eine Reihe von Momenten, welche hier im Allgemeinen in Betracht kommen, waren allerdings früher ausgeschlossen worden; wir zählen dahin vor Allem den Einfluß der Pupillen- und Accommodationsmuskulatur, den *Holmgren* eigens untersuchte und an zahlreichen Objecten zu umgehen oder als bedeutungslos zurückzuweisen wußte; ferner die an der entleerten hinteren Hälfte des Auges oder an einzelnen Stückchen derselben gewonnenen Ergebnisse, ja selbst die gelegentlichen Erfolge *Holmgren*'s an der ausgeschlüpften Netzhaut, welche wenigstens so lange Werth behielten, als von den heute in Frage kommenden Details abgesehen werden konnte. Dazu hatten *Dewar* und *M'Kendrick* angegeben, daß der das Epithel vor der Chorioïdea noch enthaltende, der epithellosen Netzhaut aber beraubte Augengrund auf Licht keine

Stromesschwankungen zeige, eine Thatsache, welche wir durch ausführliche Untersuchungen an epithelfreien und epithelbedeckten Netzhäuten befestigten. Alles dies traf jedoch die jetzige Frage nicht, da nicht nur die ganze mit dem Epithel versehene, nirgends angeschnittene Netzhaut, sondern auch der größte Theil der zu den Ausschlußversuchen verwendeten Bulbusabschnitte gegen den unversehrten Bulbus abweichende Stromschwankungen besitzen.

Indem wir jene Theilungen des Auges wieder aufnahmen und eine fortschreitende Reduction desselben versuchten, bemerkten wir, daß man von gewissen, keiner weiteren Verkürzung oder Beraubung an Bestandtheilen mehr bedürfenden Objecten nach Belieben, um es kurz zu sagen, die Bulbus- oder die Retinaschwankungen unmittelbar nach einander erhalten kann. Wenn man das Froschauge so durch einen Kreisschnitt eröffnet, daß nur die vorderen Theile mit Einschluß der Iris entfernt werden und eine, die ganze Retina mit dem Glaskörper, der Pars ciliaris und der Zonula sammt der Linse einschließende Hohlschaale zurückbleibt, so verhält sich diese, bei Ableitung von einem hinteren Punkte an der Sclera und an einem vorderen auf der Linse, fast genau wie das ganze Auge: der Dunkelstrom hat dieselbe Richtung und bedeutende Stärke und die Schwankungen sind während beträchtlicher Zeit und nach vielen Belichtungen rein positive, nur häufig erheblich größer, als vom ganzen Bulbus. Wird die Linse mit großer Behutsamkeit aus der Kapsel genommen, ja selbst die Zonula angeschnitten und die Electrodenlunge direkt in den Glaskörper getaucht, so ändert sich in den electrischen Erscheinungen nichts; es genügt aber mäßig in das Präparat zu blasen, etwas Glaskörper abfließen zu lassen, ein wenig an der Zonula zu rücken oder zu ziehen, um bei der nächsten Belichtung sofort ein Decrement der ersten positiven Schwankung zu erhalten, das bei jeder folgenden wächst und binnen Kurzem

in die echte negative Schwankung übergeht, so daß jetzt alle an der isolirten Retina gewohnten Erscheinungen da sind.

Vers.	Dunkelstrom.	Schwankung. Scth.	Belichtung.	Bemerkungen.
I. a	Comp. +100 mm	+11 — 2 +14	L. u. L. c. L. f.	unversehrter Bulbus.
	„ + 95 „	+17 — 6 +29	„	Hohlschaale ohne Linse.
	„ + 95 „	+24 —10 +21	„	„
	„ + 95 „	+20 —10 +21	„	„
	„ + 40 „	+ 6 —16 + 7	„	eine Hälfte der Hohlschaale.
	„ + 45 „	+13 —11 +13	„	die andere Hälfte der Hohlschaale mit der Papille.
	„ + 45 „	+12 —10 +14	„	„
	„ + 10 „	+ 7 —12 + 6	„	1/4 der Retina isolirt.
b	85	+ 5 + 5	„	unversehrter Bulbus.
	85	+ 2 + 2	„	„
	15	+ 2 + 9	„	Hohlschaale mit Linse.
II.	Comp. + 85 mm	+14 — 4 +28	L. u. L. c. L. f.	Hohlschaale mit Linse.
	+ 85	+16 — 4 +21	„	„
	+ 60	+ 8 —31 +13	„	Linse ohne Vorsicht herausgenommen.
	+ 10	+ 2 —32 +10	„	halbe Hohlschaale.

Vers.	Dunkelstrom.	Schwankung. Scth.	Belichtung.	Bemerkungen.
	+ 10	+ 6 —24 + 7	L. u. L. c. L. f.	halbe Hohlschaale.
	+ 35	—23 + 7	„	andere Hälfte der Hohlschaale.
	? abgenommen	+ 1 —13 + 9	„	„
	56 Scth.	+12 —31 +26	„	daraus isolirte Retina.
III. a	Comp. + 85 mm	+61 + 9	L. u. L. c. L. f.	curaresirter Frosch. unversehrter Bulbus.
	+ 60	+55 +15	„	Hohlschaale mit Linse.
	+ 60	+43 +15	„	„
	wenig abgenommen	+12 +24 +15	ruckweise gesteigerte Beleuchtung.	„
	+ 50	+11 — 2 +54	L. u. L. c. L. f.	Linse vorsichtig entfernt.
	+ 50	+12 — 3 +26	„	„
	Comp. + 10 mm	+ 5 — 5 +19	ruckweise gesteigerte Beleuchtung.	Hälfte der Hohlschaale.
	etwas gestiegen	+ 5 — 6 +16	L. u. L. c. L. f.	„
	+ 12	+ 6 —26 + 4	„	isolirte Retina ganz vom Pigmentepithel bedeckt.
b	Comp. ?	+ 5 + 8	„	Hohlschaale. Linse vorsichtig entfernt.
	„ ?	+22 —20 +16	„	Nach 2¼ St. Verweilen in der feuchten Kammer.
IV.	245 Scth. comp.	+ 9 +10	ruckweise gesteigerte Beleuchtung.	Hohlschaale ohne Linse.
	253 Scth. comp.	+ 7 —17 +24	„	im Glaskörper gerührt.

Die Einflüsse, welche zu dem Umschlage führen, sind so geringfügig, daß sie natürlich oft unbeabsichtigt wirken; doch ist man mit sehr fein fassenden Pincetten und untadelhaften Scheeren jedesmal sicher, von dem Präparate nur Bulbusschwankungen zu erhalten, wie man andrerseits oft augenblicklich selbst die durch Einschiebung einer echten negativen charakterisirten der Retina erzielt, wenn man die Zonula etwas nach innen zieht, so daß die einmal etwas abgelöste Netzhaut sich von Neuem an ihre Unterlage zurücklegt. Hiernach wird es begreiflich, daß die Hohlschaale des Augengrundes in den meisten Fällen nicht das Verhalten des Bulbus, sondern das der Retina zeigt, vollends, daß Stücke des Hintergrundes oder Quadranten des Auges, welche ohne Abfließen des Glaskörpers, das die Retina allemal zu lockern scheint, vom Frosche gar nicht herzustellen sind, sich ausnahmslos wie die freie Retina verhalten.

Die in Rede stehenden Differenzen müssen hiernach aus einer die Netzhaut beim Isoliren treffenden Alteration erklärt werden, um so mehr, als wir umgekehrt den geschlossenen Bulbus durch mechanische Insulte, Ermüdung und Absterben, also durch ähnliche Einflüsse dahin bringen können, nach Art der Retina auch mit negativer Schwankung zu reagiren. Jede andere Erklärung scheint durch den Umstand ausgeschlossen, daß in der, ohne absichtliche oder vermeidbare Alteration hergestellten Hohlschaale die Retinaschwankungen nach solchen Eingriffen auftreten, welche keinen andern Inhaltsbestandtheil als die Netzhaut alteriren können und besonders keinen jener Bestandtheile ausschließen, während sich zugleich in den Leitungsverhältnissen nichts ändert.

Der negative Antheil in den Schwankungen der Retinaströme ist also eine Alterationserscheinung, und es entwickelt eine unter Umständen durch nichts anderes wahrnehmbare Störung des Zusammenhanges der Netzhaut mit ihrer natürlichen

Unterlage sofort jenen neuen Zustand, der sich in Abnahme der Negativität der Stäbchenfläche kund giebt. Es wäre unvorsichtig, z. Z. mehr als Meinungen über die tiefere Ursache und Beschaffenheit jener Aenderung zu äußern, aber nahe liegt es, die den Umschlag begleitende Abnahme des Dunkelstromes in derselben Weise aufzufassen, wie das Auftreten der negativen Schwankung, da beide Verminderung der electrischen Spannung zwischen Faser- und Stäbchenseite anzeigen. Indeß darf nicht vergessen werden, daß auch die positiven Schwankungen nach dem Umschlage zunehmen und daß dieselben an Netzhäuten mit minimalem oder verkehrtem Strome außerordentlich groß sein können, was dort freilich auch auf bessere Bedingungen der Ableitung zu beziehen wäre. Da aber die + Schwankungen offenbar auf Grund von sehr plötzlichen Processen, die mit den Momenten des Kommens und Gehens des Lichtes zusammenfallen, eintreten, während die — Schwankung in den Zeitabschnitt nach der Ankunft des Lichtes und weiter in dessen Dauer fällt, so könnte man es während dieser Periode im unversehrten Auge mit Processen zu thun haben, die das Zurücksinken des einmal gestiegenen Stromes verhindern, also mit **regenerirenden** Vorgängen. Um kein Mißverständniß aufkommen zu lassen, mag jedoch hervorgehoben werden, daß die negative Schwankung eines meßbaren Anhaltens der Belichtung nicht bedarf, wie das Auftreten nach dem Bescheinen der Retina mit fast instantanen electrischen Funken beweist.

Solchen Ueberlegungen nachgehend wird man zunächst auf die früher von ganz andern Grundlagen aus gefundene regenerirende Function des Retinaepithels für die Sehzellen geführt und die Ursache der Alteration in einer Lockerung der Stäbchenschicht suchen, oder in dem Eindringen des Glaskörpers zwischen die Sehzellen und deren Deckplatte. Eine mechanische oder durch Eindringen capillarer Glaskörperschichten in die genannten Theile erzeugte Störung konnte hier das Wesentliche sein, obgleich die

wechselnden Zustände lockerer und fester Verbindung, die man zwischen den Epithelbärten und den Sehzellen im Auge findet, keinen Einfluß auf den Eintritt der Alteration besitzen. Wir dürfen uns in letzterer Beziehung auf die früher veröffentlichten, später vielfach bestätigten Erfahrungen an der epithelbedeckten isolirten Retina berufen, nach welchen die photoelectrischen Reactionen an dieser entweder keine andern sind, als an der epithelfreien, oder, wenn verschieden, nicht bezüglich der negativen Schwankung, sondern hinsichtlich der voraufgehenden positiven, die nach langen Belichtungen oder nach einer durch Abkühlen verzögerten oder verhinderten Purpurregeneration wegzufallen pflegt. Man muß aber bedenken, daß Epithel und Sehzellen mechanisch noch schwer von einander trennbar sein können und doch etwas zur normalen Wirkung der beiden Schichten aufeinander Unumgängliches wesentlich verändert oder vernichtet sein kann, weil etwas Fremdes dazwischen gelangte. Um die Probe auf das Exempel zu machen, haben wir die unten angeführten Versuche[1]) an belichteten und namentlich an Eisfröschen angestellt, in der Hoffnung, vom unversehrten Bulbus dieselben Erscheinungen wie von der nackten Retina durch eine ohne mechanische Ein-

[1])

Bulbus Nro. und Object.	Dunkelstrom in Scth.	Schwankung auf Licht in Scth.	Bulbus Nro. und Object.	Dunkelstrom	Schwankung auf Licht in Scth.
I. Frosch 1½ St. in der Sonne, darauf ¼ St. im Dunkeln gehalten.	+183	+ 3 L. L. c. + 1 u. L. f.	Zweiter Bulbus, ½ St. ohne Eis conservirt.	Comp. = 72	+ 4 L. L. c. + 2 u. L. f.
	+194	+ 3 + 1 „		„ „ 72	+14 + 2 „
Zweiter Bulbus.	+212	+ 5 + 1 „		„ „ +77	+ 5 + 2 „
II. Frosch 2 St. in der Sonne gehalten, Bulbus direkt untersucht.	+ 49	+ 1 + 1 „	IV. Hellfrosch, ¾ St. im Dunkeln auf Eis gehalten.	„ „ +83	+ 3 + 3 „
Zweiter Bulbus.	+168	+ 3 + 2 „		„ „ +90	+ 8 + 4 „
III. Frosch 2 St. im Eise besonnt, ½ St. im Dunkeln in Eis gehalten.	+269	+ 2	Zweiter Bulbus ½ St länger ohne Eis conservirt.	„ „ +45	+ 4 + 5 „
	Comp. = 80 mm	? „			
	„ „ 73 „	+ 4 + 1 „			
	„ „ 70	+ 3 + 1 „			

griffe, auf anderem Wege erzeugte Störung der Regeneration zu erzielen; wie die Tabelle zeigt, jedoch ohne Erfolg. Auch im kalten Raume untersucht, gaben die Präparate die erwartete Entscheidung nicht; die Schwankungen waren zwar stark herabgesetzt, aber sie blieben positiv. Ebensowenig gaben die Bulbi stark mit Atropin vergifteter Frösche, bei denen die den secretorischen Zellen in vieler Hinsicht ähnlichen retinalen Epithelien afficirt sein konnten, andere Resultate.

Die Beziehungen der Alteration zur Regeneration sind also vor der Hand nicht zu beweisen, aber man wird sie aufrecht erhalten können, wenn man in der Purpurregeneration, die uns z. Zt. allein bekannt ist, nur ein Stück des allgemeineren, für alle hypothetischen Sehstoffe anzunehmenden Processes sieht.

Abgesehen von der Frage, was von der Alteration betroffen werde, bleibt zu untersuchen, wodurch dieselbe geschehe, ob z. B. nur durch das Eindringen einer Flüssigkeit oder durch die Beschaffenheit dieser. Vom Glaskörper, in dem die Netzhaut aufquillt, war dergl. wol zu erwarten, wenn man sich *Leber*'s schöner Versuche über den Eintritt des Kammerwassers durch die *Descemets*'sche Membran in die Substanz der Cornea nach Alteration des hinteren Endothels erinnerte, welche die unter Umständen sofort ersichtliche Gefährlichkeit solcher anscheinend unschuldigen Flüssigkeiten erweisen. Indeß wollte es nicht glücken, den Glaskörper durch ein zuträgliches Mittel zu ersetzen: Rinderserum, das wir versuchten, leistete zwar etwas mehr zur Erhaltung der Netzhaut, als NaCl-Lösung, verhinderte aber den Umschlag der Bulbusschwankungen zu den retinalen nicht, wenn die Eröffnung des Auges noch so vorsichtig darin vorgenommen wurde, so daß es den Glaskörper unmittelbar verdrängte.

Es bleibt schließlich zu erwägen, an welchem Objecte die photoelectrischen Vorgänge des Sehorgans in Zukunft zu untersuchen seien. Um die dem Lebenszustande wahrscheinlich ent-

sprechenden Schwankungen festzustellen, wird der unversehrte Bulbus wol das nächste Object sein, da für das Froschauge wenigstens nicht anzunehmen ist, daß die Vorgänge darin ihrem Wesen nach durch andere, als die Retina angehende electromotorische Wirkungen der übrigen Gewebe maskirt werden; dagegen wissen wir jetzt, daß der mit den nöthigen Cautelen abgetrennte, hintere Bulbusabschnitt den unversehrten Bulbus ersetzt und den Vortheil ungleich günstigerer Ableitung der Retinaströme gewährt, der so groß ist, daß das Präparat in vielen Fällen unentbehrlich wird. In noch höherem Grade gilt dies von der isolirten Retina, die unter Umständen allein Aufschluß giebt über die Existenz electrischer Reaction auf Licht und unter Berücksichtigung der Alterationserscheinungen auf diesem Gebiete ebenso maßgebend werden kann, wie es der mit dem Querschnitte versehene Nerv in der Electrophysiologie bis heute gewesen ist. Dazu hat dieses Präparat den Vorzug leichterer Herstellbarkeit. Wenn auch der schnell zu exstirpirende Bulbus unmittelbar, ohne die zeitraubende und vor schwachem Lichte mühsame Säuberung von den Muskeln brauchbar ist, falls man die Electroden nur nicht direkt den Muskelstümpfen aufsetzt, so wird doch Niemand Lust haben, diese Fehlerquelle bestehen zu lassen; viel schneller als diese Arbeit ist aber die kleine, einige Secunden in Anspruch nehmende verrichtet, eine Netzhaut zu isoliren und untadelhaft in den Galvanometerkreis aufzunehmen. Was damit zu erreichen sei, wird das Folgende lehren.

II. Das Auge der Fische.

Die Fische zu diesen Untersuchungen heranzuziehen, gab es zwei gewichtige Gründe: 1) waren sie die einzigen leicht zugänglichen Poikilothermen, mit wesentlich anders gebauter Retina als der des Frosches und der Amphibien, 2) die einzigen Wirbel-

thiere, deren N. opticus lang genug schien, um auch diesen überaus wichtigen Antheil des Sehorgans in den Kreis der Untersuchungsobjecte aufnehmen zu können. Freilich waren die über die Fische vorliegenden Aeußerungen z. Th. so entmuthigend wie möglich; *Holmgren* z. B. gelang es mit den beim Frosche angewendeten Methoden und Hülfsmitteln nicht, „die geringsten Spuren von Stromesschwankungen beim Fischauge“ zu erhalten, „obschon der ruhende Strom hinreichend kräftig“ war, und nur „ein paar Mal“ sah er „einen Ausschlag des Magneten beim Einfallen des Lichtes wie beim Wegfallen desselben“; „die Erscheinung war aber so flüchtig und unregelmäßig“, daß darauf „kein Urtheil zu stützen“ war. Er bezeichnete die von ihm erhaltenen Resultate als negativ, ohne indeß das Vorkommen von Stromesschwankungen leugnen zu wollen oder für unwahrscheinlich zu halten[1]). Später erhielten *Dewar* und *M'Kendrick*[2]) bei Cyprinus auratus, Motella vulgaris und Gasterosteus brachurus unzweideutige positive Schwankung des Bulbusstromes im Momente der Belichtung, in einem Falle auch negative auf Lichtentziehung. Ganz hoffnungslos war das Unternehmen also nicht.

Unter den uns erreichbaren Süßwasserfischen gab es, mit Ausnahme des Aals, nur solche mit starrer, dicker Sclera, der Membrana argentea und der sog. Chorioïdaldrüse im Auge, Gebilden, welche der Ableitung der Retinaströme nur hinderlich sein konnten. Vorwiegend gewöhnt, die isolirte Netzhaut zu verwenden, schien uns dies Hinderniß indeß nicht groß und wenn auch nicht gleich der erste Versuch an einer Fischretina neue Hoffnungen erweckte, so fanden wir doch bald vortreffliches Material an einer ganzen Reihe von Fischen. Am zweckmäßigsten erwies sich der Barsch (Perca fluv.) in 15—20 Ctm. langen Exemplaren, vielleicht noch besser der kostspieligere Hecht (Esox lucius), dann der

[1]) Bd. III, S. 320 u. 321.

[2]) a. a. O. S. 161.

Weißfisch (Leuciscus), weniger gut die Barbe (Cyprinus barbus L.), deren Gewebe z. Th. rasch absterben. Der Aal eignete sich schlecht, weil das Auge zu zart ist, um es leicht unbeschädigt exstirpiren zu können und weil es wegen der Weichheit der Sclera nach dem Anschneiden einsinkt; auch ist die höchst schleimige Consistenz des Glaskörpers lästig. Einmal an der Retina zum Ziele gelangt, versagten uns auch die Bulbi gewöhnlich nicht; aber wir begreifen nach den eigenen Erfahrungen wol, wie die Fische für den vorliegenden Zweck zu schlechtem Rufe gekommen sind. Nur lebhafte, sich ordentlich wehrende Thiere versprechen Versuchen, wenigstens am uneröffneten Bulbus, Erfolg, während die isolirte Netzhaut eigentlich jedes noch lebend verarbeiteten Fisches mehr oder minder große photoelectrische Wirkungen giebt.

Unter Zugrundelegung des Barschauges sind die Erscheinungen bei den Knochenfischen[1]) in folgender Weise allgemein zu beschreiben:

Der Dunkelstrom hat in allen Objecten gleiche Richtung, wie beim Frosche, auch etwa gleiche Größe, starke Anordnung vorausgesetzt, am unverletzten Bulbus den höchsten Werth, etwas geringeren am Augengrunde mit dem Glaskörper, den geringsten an der isolirten Netzhaut, wo er zuerst schnell bis auf etwa $^1/_3$ sinkt und ebenso häufig wie beim Frosche entgegengesetzte Richtung annimmt.

Die Schwankungen der Retinaströme sind:

I. Am Bulbus.

a. beim Kommen des Lichtes positiv, sehr langsam wachsend, gegen das Ende rasch zum Maximum gehend, während des Belichtens anhaltend;

b. bei Entziehung des Lichtes positiv, aber sehr schwach, etwa $^1/_{10}$ der vorigen Schwankung betragend.

---

[1]) Die Belege finden sich in den Tabellen am Schlusse dieses Capitels und auf Tafel IV.

II. An der hinteren Augenhälfte (vor der Alteration).

a. beim Kommen des Lichtes: von raschem Verlaufe, doppelt, erst negativ, dann positiv, wobei der letztere Zuwachs über die Größe des Dunkelstroms steigt und während der Belichtung anhält;

b. bei Entziehung des Lichtes abermals beträchtlich positiv.

III. An der isolirten Netzhaut.

A. anfänglich wie bei II, nur schwächer;

B. nach der Alteration, welche sich zuweilen an der isolirten Membran erst entwickelt,

a. beim Kommen des Lichtes: negativ, dann sofort pseudopositiv (Decrement, indem der Dunkelstrom nicht wieder erreicht wird), mit der darauf erreichten Höhe während der Belichtung anhaltend;

b. bei Lichtentziehung: schwach positiv oder 0.

Wie die Curven Fig. 10 die Schwankungen nach Größe und Richtung darstellen, so geben sie übereinander ungefähr das Verhältniß des vom Bulbus zur Retina sinkenden Dunkelstromes wieder.

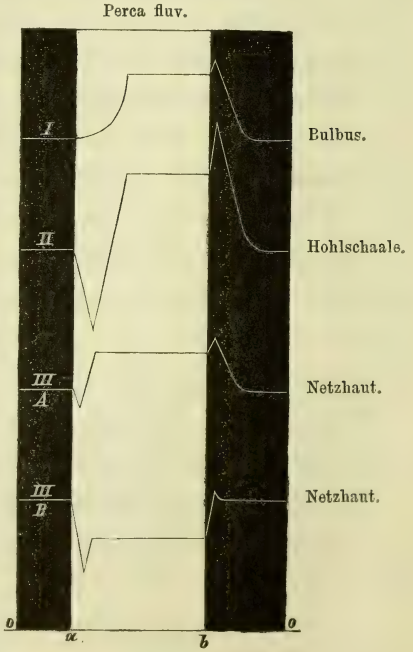


Fig. 10.

Die Fischgewebe stehen zwar z. Th. mit Unrecht im Rufe größter functioneller Vergänglichkeit, aber die Netzhaut der Fische verdient denselben immerhin, jedenfalls mehr, als die der Amphibien, denn wenn es auch Stunden währen kann, bis die nackte Fischretina indolent wird gegen Licht, so

verfällt sie doch im Bulbus oft schon nach $^1/_2$ St. und weniger dem Scheintode, woraus Lüftung sie zunächst freilich noch rettet. Sehr bald zeigt indeß der Gang der photoelectrischen Schwankungen an sämmtlichen Objecten des Auges eingreifendere Veränderungen an. Durch Ermüdung oder Absterben geschieht Folgendes:

1. Am Bulbus.

Stadium A.

a. Beim Kommen des Lichtes wird anfänglich nur die + S. kleiner.

b. Bei Lichtentziehung schwindet die + S. (vergl. Fig. 11 *A*).

Stadium B.

a. Beim Kommen des Lichtes tritt nur negative Schwankung auf.

b. Bei Lichtentziehung kehrt der Strom, der schon während der Belichtung langsam wieder zugenommen, mit etwas größerer Geschwindigkeit zurück, gewöhnlich nicht ganz bis zur ursprünglichen Größe des Dunkelstromes (vergl. Fig. 11 *B*).

2. An der hinteren Augenhälfte.

Die Veränderungen entsprechen den in Fig. 10 III *a* und III *b* von der Retina dargestellten; für spätere Stadien gilt dasselbe wie für die letzten Stadien der isolirten Retina (vergl. Fig. 12 *B*).

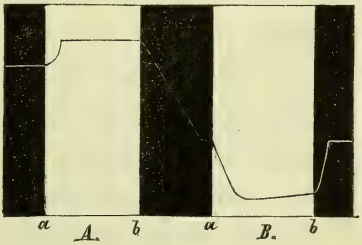


Fig. 11.

3. An der isolirten Retina.

a. Beim Kommen des Lichtes wird der + Nachschlag oder das Decrement der negativen Schwankung immer kleiner, die negative Schwankung bis zu einer gewissen Grenze bedeutend größer, und bleibt zuletzt während der Dauer der Belichtung nicht mehr fest.

b. Bei Lichtentziehung verschwindet die positive Schwankung soweit, daß der Dunkelstrom gewöhnlich tief unter der vorigen Größe bleibt. Der Eintritt der Dunkelheit wird am Galvanometer nur noch an rascherer Abnahme der negativen Schwankung erkannt; endlich fällt auch dieses Zeichen der beginnenden Dunkelheit weg (vergl. Fig. 12 *A.* u. *B*).

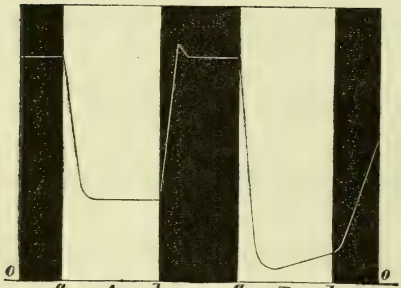


Fig. 12.

Nach diesen Erfahrungen orientirt man sich ohne Schwierigkeit in dem Wechsel der photoelectrischen Erscheinungen bei den Fischen: obgleich vor viel vergänglichere Objecte als beim Frosche gestellt, wird das Verständniß leichter gewonnen, weil der Wechsel vom Normalzustande zu den übrigen Stadien bis zum Ende an einem und demselben Objecte bald verfolgt ist. Hierzu gesellt sich ein unerwarteter Vortheil, indem die isolirte Netzhaut anfänglich dieselben Schwankungen darbietet, wie die nicht alterirte hintere Bulbushälfte, was wir an der Froschretina niemals sahen. Wo dieses Verhalten zu flüchtig sein sollte, ist statt der Netzhaut ein kleines Stück des Augengrundes verwendbar (das beim Frosche ebenfalls nicht anschlägt) und zwar am besten dasjenige, welches den Eintritt des N. opticus enthält, welches ohnehin verloren ist, da die Retina der meisten Fische nicht leicht ohne Beseitigung dieses Stückes zu isoliren ist. Wir sehen in der Möglichkeit, das Fischauge ohne „Alteration“ besser und bis zur vollkommenen Entblößung der Netzhaut (auch vom Epithel, dessen Gegenwart einflußlos ist) zu reduciren als andere Augen, eine starke Stütze für die früher erörterte Annahme, daß der Glaskörper die Alteration bewirkt, denn derselbe hat bei vielen Fischen namentlich in den hinteren Lagen so galler-

tige Consistenz und ist so fest mit der M. limitans ant. der Netzhaut verbunden, daß er selten zum Epithel und den Sehzellen rinnt. Die zwischen die Electroden zu bringenden Retinastücke sind darum, wenn man nicht absichtlich den Glaskörper mit vieler Mühe entfernt, kleinen Halbkugeln ähnlich, die am sichersten in größerer Ausdehnung mit der Basis, also mit der Stäbchenseite, in kleinerem Umfange an der Kuppe durch eine in die Gallerte getauchte Lungenspitze zum Galvanometer abgeleitet werden. Da wir selbst an diesen, mit den Stäbchen die flachgedrückte Lunge überall berührenden Präparaten die Alteration oft erst allmählich sich entwickeln sahen, muß wohl zugegeben werden, daß mechanische Einflüsse hier geringere Bedeutung haben als chemische, worin wir nachträglich auch den Grund der ohne Verdienst gefundenen, lange befolgten Vorschrift entdeckt zu haben meinen, die zum Ueberziehen des Thonelectroden dienenden Lungen so wenig mit Salzlösung durchfeuchtet wie möglich zu verwenden. Obwohl die an der Stäbchenseite punktförmig abgeleitete Fischnetzhäute im Allgemeinen die haltbareren waren, haben wir jedoch weniger in dieser Weise experimentirt, weil das Glaskörperklümpchen eine zu unsichere Unterlage bildete. Außer der Beschaffenheit des Glaskörpers wird in der Alterationsfrage vielleicht auch das Steckenbleiben der bei den Fischen außerordentlich langen, an der Wurzel leicht abreißenden Epithelbärte zwischen den Sehzellen zu berücksichtigen sein.

Wegen der zahlreichen, dem Fischauge eigenthümlichen Einlagerungen ist die Uebereinstimmung der frisch isolirten Netzhaut mit dem gesammten Augengrunde von besonderem Werthe, weniger bezüglich des Vorkommens der Schwankungen überhaupt, als hinsichtlich der Einzelheiten der Doppelschwankung beim Lichtzutritte, der Erhaltung der Stromzunahme während des Belichtens und der an beiden Objecten, an der nackten Retina freilich selteneren und schwachen positiven Schwankung beim Erlöschen

des Lichtes. Ersieht man daraus die Bedeutungslosigkeit jener gerade dem Augengrunde zugehörigen Einlagerungen für die beiden Reductionspräparate des Auges, so drängen sich dieselben andrerseits wieder auf bei Vergleichung der electrischen Wirkungen jener mit denen des ganzen und geschlossenen Bulbus. Am unversehrten Fischauge wird man kaum umhin können, die für das Froschauge schließlich unnöthig gewordene Annahme zu machen, daß die ungünstigen Ableitungsbedingungen die Erscheinung der retinalen Schwankungen nicht bloß schwächen, sondern deren Wesen z. Th. verdecken oder maskiren und den Fall zu constatiren, wo nicht das anscheinend vollkommenere Object, sondern das reducirte die wirklichen und normalen Vorgänge enthüllt.

Die Differenz liegt hier anders als beim Frosche, statt zwischen dem Verhalten von Augengrund und isolirter Retina, zwischen dem des Augengrundes und des unversehrten Bulbus, also zwischen zwei Objecten, von welchen noch keines die Alteration erlitten hat, und es betrifft die Differenz auch nicht, wie beim Frosche, den während der Dauer des Lichtes anhaltenden Theil der Schwankungen, der vielmehr in den beiden Objecten des Fisches positiv bleibt, sondern den allerersten Theil der die Ankunft des Lichtes begleitenden Schwankung, welcher mit der Eröffnung des Auges den merkwürdigen negativen Vorschlag erhält. Während die Erscheinungen in diesem Momente am Froschauge die gleichen vor und nach der Alteration waren, sind sie beim Fische in zwei gar nicht alterirten, nur unter verschiedenen Ableitungsbedingungen zu untersuchenden Objecten verschieden. Unter diesen Umständen verdient der wieder die Fischaugen auszeichnende, gerade anfänglich schleichend langsame Verlauf der ersten positiven Schwankung, deren Verzögerung ganz den Eindruck macht, wie wenn entgegengesetzte, gleichzeitig thätige Kräfte sie bedingten, die von der überwiegenden Kraft maskirt würden, besondere Beachtung, und wenn wir die Reihenfolge zu erzählen hätten, in der

die Grunderscheinungen bei den Fischen gefunden worden, so könnten wir uns darauf berufen, den negativen Vorschlag auf Grund der zögernden Anfangsschwankung des Bulbus aufgedeckt zu haben. Die letztere ist übrigens schon *Dewar* und *M'Kendrick* beim Goldfisch und bei Motella aufgefallen, und da sie beim Stichling nicht bemerkt wurde, von den Genannten auf das mehr oder minder lebhafte Benehmen der Fische bezogen worden, wofür wir unter den Süßwasserfischen, welche sämmtlich, trotz großer Lebhaftigkeit vor dem Tödten und Benutzung der Augen kaum eine Minute später, den langsamen Verlauf der Schwankung darboten, keine Anhaltspunkte fanden. Die weitere Verfolgung des Phänomens bleibt natürlich besonderen zeitmessenden Untersuchungen vorbehalten.

Um die Deduction des zögernden Anfangs der positiven Schwankung aus der retinalen — + Doppelschwankung mit Thatsachen zu confrontiren[1]), wurden einige Versuche am Aalauge, das der störenden Einlagerungen (Chorioïdaldrüse und M. argentea) und der starken Hüllen entbehrt, angestellt. Die Bulbi eines großen 1500 gr. wiegenden Aals gaben sehr schwache Dunkelströme, welche beim Kommen des Lichtes nur kleine, einfache, positive, während des Belichtens anhaltende, im Momente des Ueberganges zur Dunkelheit ohne neue Ausschläge zur Anfangsgröße zurückkehrende Schwankungen zeigten. Weniger große und unvollkommener präparirte Aalaugen gaben nur negative Schwankung und nur an den, übrigens stark einsinken-

---

[1]) Nachträglich haben wir zu dem gleichen Zwecke versucht, welchen Einfluß die Bedeckung eines die — + Anfangsschwankung gebenden halbirten Fischauges mit der demselben zuvor genommenen vorderen Hälfte habe. Die mit der Linse versehene Hohlschaale des Barschauges hatte z. B. einen Dunkelstrom von +244, beim Belichten Schwankungen von —7, +11 |+11|, +8 Scth. nach Wiederbedeckung mit ihrer Cornea und Iris: Dunkelstrom = +211, Schwankungen von —7, +8 |+8|, +5 Scth.

Die — + Anfangsschwankung ließ sich also durch das Verfahren nicht künstlich maskiren, vielleicht jedoch nur deßhalb nicht, weil es keinen einigermaßen hinreichenden Wiederverschluß des Auges gestattete. Wir glauben bei diesen neueren Versuchen übrigens zu bemerken, daß der ganz unversehrte Bulbus im Beginn der zögernden + Anfangsschwankung einen schwachen negativen Vorschlag von 1—2 Scth. erkennen läßt.

den hinteren Augenhälften wurde die gewöhnliche — + Doppelschwankung mit bleibendem Zuwachse im anhaltenden Lichte, nebst schwachen positiven Ausschlägen, als das Licht erlosch, beobachtet; die letztere Erscheinung bei allmählich zunehmendem Dunkelstrome. Die Retina isolirt, gab nur negative Schwankung (bei stark sinkendem Dunkelstrome), von guter Haltbarkeit im Lichte, aber ohne erneuertes Steigen im Beginn der Dunkelheit; in einem anderen Experimente am Ende mit schneller Rückkehr des Dunkelstromes nahezu bis zur Anfangsgröße. Die Versuche wurden nicht fortgesetzt, weil die Zurichtung der Aalaugen zu lästig war und unsaubere vom Glaskörper überflossene Objecte lieferte.

Charakteristisch für das Fischauge in den häufig, jedenfalls in ganzen Versuchsreihen früh zur Beobachtung kommenden Stadien der Abschwächung ist der Wegfall der mit dem Ende der Beleuchtung verbundenen positiven Schwankung, recht im Gegensatze zur Froschretina, wo diese sich noch lange erhielt, wenn der + Vorschlag der ersten Doppelschwankung längst erloschen war. Am unversehrten Bulbus, wo die Schlußschwankung überhaupt schwach zum Vorschein kommt, schwindet sie zuerst, bedeutend später an der schonend präparirten Hohlschaale des Augengrundes, früher an frisch isolirten Netzhäuten. Die Reihenfolge ließe sich daraus erklären, daß die über eine gewisse, im geschlossenen Bulbus wegen des mangelnden Luftzutrittes bald erreichte untere Grenze hinab gesunkene Schwankung unter den bestehenden Nebenschließungen nicht mehr auf das Galvanometer zu wirken vermag, während diese Umstände im eröffneten und halbirten Auge beide zunächst nicht in Betracht kommen. Daß die freilich ebenfalls der Luft ausgesetzte, isolirte Netzhaut, welche zudem die günstigste Ableitung gestattet, die Schlußschwankung eher einbüßt, als der bis zum Schnittrande intakte Augengrund, dürfte an der Alteration liegen, welcher sie in allen Beziehungen am frühesten verfällt.

Wir haben auf die Feststellung der positiven Schlußschwankung, deren Bedeutung sich noch zeigen wird, besondere Sorgfalt verwenden müssen, schon weil sie das vergänglichste Phä-

nomen war und weil es einige Ursachen zur Täuschung darüber gab. Ohne Zweifel ist die Schwankung im Allgemeinen am deutlichsten, wenn der Dunkelstrom im Steigen begriffen ist und verwischt sich unter den entgegengesetzten Bedingungen. Die Tabellen und die Curven zeigen aber, daß sie zuweilen auch sehr bemerklich wird, wenn der Dunkelstrom sinkt.

Der Veränderlichkeit der Fischgewebe ist es zuzuschreiben, daß die überwiegende Zahl der Versuchsprotokolle von der isolirten Retina wesentlich negative Schwankungen aufweist, die auch an nicht mehr frischen unversehrten Augen, wenn überhaupt noch etwas damit anzufangen ist, beim Kommen des Lichtes auftreten. Ein Theil der negativen Schwankungen beruht aber auf Umkehr des Dunkelstromes, welche sich an allen Objecten ereignen kann und an der Retina so häufig ist, wie beim Frosche. Das „Gesetz der constanten Spannungsänderung“ haben wir an diesen Objecten so gut wie ausnahmslos bestätigt gefunden für jedes Stadium und jede Art der Schwankungen und in derselben Weise praktisch vortheilhaft zur Beurtheilung der Einschaltung der Objecte in zweifelhaften Fällen. Nur die allerersten Protokolle ergaben unter einigen hundert Beobachtungen sehr vereinzelte Abweichungen, die wir aus der besonderen, allmählich überwundenen Schwierigkeit, die Fischretina ohne Umkrämpung auszubreiten, erklären möchten.

Den ersten controlirenden Beobachtungen wird es vermuthlich ergehen wie den unsrigen: man wird zunächst negative Schwankungen bei Ankunft des Lichtes finden mit folgender pseudopositiver am Schlusse der Beleuchtung, und zugleich überrascht werden von der Größe der Ausschläge. Da solche von 100—160 Scth. und mehr nicht selten sind, mochten wir uns nicht versagen, statt des Galvanometers das physiologische Rheoskop einzuschalten, sowohl Nerven, wie curarisirte Sartorien des Frosches. Dasselbe versagte in allen Fällen, gleichviel ob strom-

los oder in welcher Weise mit den eigenen Strömen zu denen der Netzhaut oder deren Schwankungen orientirt.

Summation der Wirkung durch Tetanisiren mit intermittirendem Licht, worauf wir besonders in dem Stadium, wo nur eine (negative) Art der Schwankung mehr existirte, gerechnet hatten, war zweifelhaft. Auch wollte es nicht glücken, die Schwankungen durch einschleichende Belichtung, soweit diese durch Drehen an einem Gashahn herzustellen war, auszuschließen.

Belege.

Perca fluv.	Dunkelstrom.	Schwankung. Scth.	Belichtung. Gasflamme.
I. Unversehrter Bulbus.	+148 comp.	langsam +12	kommt,
		[+12]	dauert 45 Sec.
		plötzlich + 1	geht.
		„ −13	dunkel.
	+148 comp.	langsam +10	kommt,
		[+10]	dauert 1 Min.
		plötzlich + 1	geht.
		„ −11	dunkel.
	+149 comp.	langsam + 7	kommt,
		[+ 7]	dauert 45 Sec.
		plötzlich + 1	geht.
		„ − 6	dunkel.
		sinkt langsam = −15	„
II. Neuer Fisch. Hohlschaale mit Linse.	+182		
	+160 comp.	plötzlich − 5	kommt,
		„ +10	
		[+10]	dauert 30 Sec.
		„ +10	geht.
		„ −15	dunkel.
		langsam −16	dunkel 1 Min.
	+144 comp.	plötzlich − 9	kommt,
		„ +11	
		[+11]	dauert 20 Sec.
		„ + 9	geht.
		„ −10	dunkel.
		langsam weiter sinkend	„

Perca fluv.	Dunkel-strom.	Schwankung. Scth.	Belichtung. Gasflamme.
III. Neuer Fisch.	+394		
Hohlschaale	+388	plötzlich −12	kommt,
mit Linse.	comp.	„ + 6	kommt,
		+ 6	dauert 25 Sec.
		„ + 5	geht.
		„ − 5	dunkel.
		sinkt.	dunkel einige Min.
	+258	plötzlich −11	kommt,
	comp.	„ + 3	kommt,
		+ 3	dauert 20 Sec.
		„ + 7	geht.
		„ − 5	dunkel.
		sinkt langsam	„
Zweiter Bulbus.	+286		
Hohlschaale 10 Min.	+270	plötzlich −13	kommt,
später untersucht.	comp.	−13	dauert 20 Sec.
		„ + 9	geht.
		„ − 6	dunkel.
		sinkt langsam	„
IV. Neuer Fisch.	+157	plötzlich − 7	kommt,
Hohlschaale ohne	comp.	„ + 2	kommt,
Linse; Retina darin		+ 2	dauert 20 Sec.
etwas gelockert.		„ + 8	geht.
		„ − 6	dunkel.
	+153		
	comp.	„ −12	kommt,
		−12	dauert 30 Sec.
		„ + 7	geht.
		„ − 2	dunkel.
	+142		„
Zweiter Bulbus.	+286	„ −13	kommt,
Hohlschaale ohne	+270	−13	dauert 20 Sec.
Linse.	comp.	„ + 9	geht.
		„ − 6	dunkel.
		sinkt.	„
V. Neuer Fisch.	− 6	plötzlich + 2	kommt,
Isolirte Retina.		− 4	kommt,
Strom verkehrt.		− 4	dauert.
		„ − 6	geht.
		„ + 5	dunkel.
	− 3		dunkel 2 Min.

Perca fluv.	Dunkelstrom.	Schwankung. Scth.	Belichtung. Gasflamme.
	— 3	„ + 4	kommt,
		„ —10	
		—10	dauert 20 Sec.
		„ — 5	geht.
		„ +11	dunkel.
	— 3		„
Zweites Auge.	— 84		
Isolirte Retina.	— 98	„ +50	kommt,
Strom verkehrt.	comp.	+50	dauert 20 Sec.
		„ —44	geht.
		„ + 3	dunkel.
	—111	„ +44	kommt,
		+44	dauert 20 Sec.
		„ —47	geht.
		„ + 2	dunkel.

Diese Tabelle stellt die günstigsten Fälle zusammen, in denen entweder keine oder geringe Alteration der Präparate eingetreten war. Die folgende Tabelle berichtet über Präparate der allerverschiedensten Zustände.

Nro. und Object.	Dunkelstrom in Scth.	Schwankung auf Licht in Scth.	Bemerkungen.
1. Perca fluv. Isolirte Retina: Faserseite oben.	+120	—65 L.u.L.c.	Licht
	comp.	+70 L. f.	roth.
	+130	— 75	L. weiß.
		+ 75	
	+135	— 65	L. roth.
		+ 50	
	+140	— 60	L. weiß.
		+ 60	
	über-	— 40	L. roth.
	comp.	+ 33	
Retina gewendet.	— 90	+ 8	weiß.
		— 6	
Zweite Retina; Stäbchen oben.	+430	— 30	roth.
	comp.	+ 4	
	+440	— 34	weiß.
		+ 6	
	+474	— 26	weiß.
		+ 14	
2. Isolirte Retina: Stäbchen oben.	+ 10	— 11	roth.
		+ 10	
	+ 6	— 10	weiß.
		+ 14	
	+ 28	— 3	weiß.
		+ 10	
Retina gewendet.	+ 10	— 26	roth.
	comp.	+ 28	
	+ 12	— 31	weiß.
		+ 31	
	+ 13	— 27	weiß.
		+ 30	
3. Kleines Stück Retina; Faserseite.	+ 10	— 37	roth.
		+ 35	
	+ 9	— 44	weiß.
		+ 38	

Nro. und Object.	Dunkelstrom in Scth.	Schwankung auf Licht in Scth.	Bemerkungen.
Retina gewendet.	— 51	+ 40	roth.
		— 39	
	— 51	+ 48	weiß.
		— 49	
	— 47	+ 48	weiß.
		— 50	
Zweite Retina; Stäbchen oben.	—225	+ 10	roth.
		— 25	
	—185	+ 20	weiß.
		— 30	
Gewendet.	+ 59	— 7	roth.
		+ 12	
	+ 65	— 14	weiß.
		+ 12	
Andres Stück, frei von Glaskörper.	— 17	+ 20	roth.
		— 7	
	— 37	+ 16	weiß.
		— 7	
	— 69	+ 7	roth.
		?	
	— 77	+ 5	weiß.
		— 4	
4. Esox luc. Retina mit viel Fuscin; Faserseite oben.	+249	—149	roth.
	comp.	+110	
	?	—101	weiß.
		+ 68	
Zweite Retina; Stäbchen oben.	+ 29	— 88	roth.
		+ 74	
	+ 13	— 88	weiß.
		+ 79	
	+ 9	— 30	roth.
		+ 29	
Retina gewendet.	+203	— 39	roth.
		+ 25	
	+190	— 36	weiß.
		+ 20	
5. Isolirte Retina; Faserseite oben.	+105	— 17	roth.
		+ 14	
	+108	— 12	weiß.
		+ 1	
Aus dem zweiten Auge. 20 Min. nach dem Tode.	+120	— 7	roth.
		+ 5	
	+118	— 5	weiß.
		+ 5	

Nro. und Object.	Dunkelstrom in Scth.	Schwankung auf Licht in Scth.	Bemerkungen.
6. Retina mit viel Fuscin.	—138	+ 84	weiß.
		— 68	
	—147	+ 78	Einschleichen in Roth.
		— 54	
	—177	+ 55	Einschleichen in Weiß.
		— 10	
7. Cyprinus barbus. Isolirte Retina; Faserseite.	+ 48	— 24	roth.
		+ 8	
	+ 30	— 15	weiß.
		+ 11	
Retina gewendet.	— 43	+ 11	roth.
	+ ?	— 7	
	comp.	— 11	Strom dreht plötzlich.
		+ 10	
8. Barsch. Isolirte Retina.	+141	—130	constantes Licht.
		+ 95	
	+161	—114	rasch intermittirend.
		+ 54	
	+131	— 55	langsam intermittirend.
		+ 30	
	+121	— 29	"
		+ 14	
	+121	— 30	constant.
		+ 20	
9. Unversehrter Bulbus.	+ 20	— 3	L.
		0	L. f.
	+ 21	— 5	L.
		0	L. f.
	bis 500	— 3	L. 1 Electrode besser an den Stumpf des N. opt.
	comp.	— 3	L.
10. Unversehrter Bulbus.	+236	+ 15	L. u. L. c.
		0	L. f.
	+242	+ 11	Electrode am Querschnitt des N. opt.
		0	
	+224	+ 17	
		0	
Halbes Auge.	+145	+ 14	Ableitung vorn und hinten an der Sclera.
		0	
	+148	+ 8	
		0	
	—307	— 8	Eine Electrode im Glaskörper.
	comp.	0	

Nro. und Object.	Dunkelstrom in Scth.	Schwankung auf Licht in Scth.	Bemerkungen.
	−312	− 10 0	Eine Electrode im Glaskörper.
Zweiter unversehrter Bulbus.	+252	+ 7 0	L.
	+332	0 0	L.
Hohlschaale davon.	+350	+ 63	L.
	comp.	0	L. f.
11. Unversehrter Bulbus.	+217	+ 2 0	L. L. f.
	?	+ 6 0	L. L. f.
	?	+ 4 0	L. L. f.
	?	+ 3 0	L. L. f.
12. Unversehrter Bulbus.	+267	− 6	L.
	comp.	0	L. f.
	+270	− 3 0	L. L. f.
	+274	− 2	L.
	+286	+ 5	„
	+293	+ 5	„
13. Hohlschaale mit Linse.	+237	− 3	L.
	comp.	+ 5	L. f.
	+237	− 6	
	comp.	+ 6	„
Quadrant;	+179	− 24	
	comp.	+ 15	„
	+ 89	− 29 + 19	„
	+ 75	− 27 + 18	„
isolirte Retina daraus.	+ 20	− 33 + 29	„
	+ 25	− 37 + 37	„

Nro. und Object.	Dunkelstrom in Scth.	Schwankung auf Licht in Scth.	Bemerkungen.
14. Leuciscus vulg. a Erster Bulbus.	+192	+ 6 0	L. L. f.
	+175	+ 5 0	„
b Zweiter Bulbus;	+180	+ 6 0	„
	+156	+ 5 0	„
Hohlschaale davon.	+ 81	− 11 + 5	„
	+ 62	− 12 + 10	„
Retina aus a.	+ 35	− 4 + 3	„
	+ 27	− 5 + 3	„
	+ 38	− 7 + 6	„
15. Leuciscus.	+ 10		
Sogleich isolirte Retina; Stäbchen oben.	− 16	+ 13 − 6	L. L. f.
	− 23	+ 8 − 10	„
	− 19	+ 11 − 10	„
	− 10	+ 12 − ?	„
	− 2	+ 15 −16?	„
	+ 5	− 14 + 12	„
Zweite Retina; Faserseite oben.	+ 70		
	+ 46	− 11 + 5	„
	+ 31	− 5 + 1	„
	+ 10	− 6 + 1	„
	− 7	+ 4 − 2	„

III. Stromesschwankungen am Sehnerven.

Da die Gewebe der Retina zu einem beträchtlichen Theile aus Nervenfasern bestehen und eine der Schichten nur Ausstrahlungen des Nervus opticus darstellt, so mußte der Versuch gemacht werden, das electromotorische Verhalten dieses Antheiles des peripheren Sehorgans während der Lichtreizung kennen zu lernen. Der Stamm des N. opticus zwischen dem Bulbus und dem Chiasma war dazu das geignete Object; wenn es daran gelang, electrische Effecte der Lichtreizung wahrzunehmen, so konnten dieselben Vorgänge auch in der Faserschicht der Netzhaut, von der vorderen Ganglienlage her gerechnet, vorausgesetzt werden. Der Sehnerv besteht zwar aus markhaltigen Fasern, während die Faserschicht in den Netzhäuten der hier geeigneten Thiere nur feinste marklose Fibrillen enthält, aber dies beeinträchtigt die Sicherheit des gezogenen Schlusses in keiner Weise, da erwiesen ist, daß der ebenfalls fibrilläre, marklose Riechnerv eines Fisches (des Hechtes) denselben Längsquerschnittstrom oder sog. Ruhestrom und dieselbe negative Schwankung dieses auf Reizung zeigt[1]), wie jeder andere periphere und markführende Nerv.

Von den letzteren weicht der N. opticus bekanntlich in seinem Baue etwas ab, und da es auch andere oft erörterte Gründe gab, ihn eher den nervösen Centralorganen, als den peripheren Nerven zuzurechnen, so hatte *du Bois-Reymond*[2]) die in physiologischer Hinsicht kaum zu bezweifelnde Zugehörigkeit zu den einfach leitenden Nerven durch Feststellung des electromotorischen Verhaltens zu sichern gesucht. Seine Beobachtungen betreffen, was uns sehr willkommen war, den N. opticus eines Fisches (des Schleyes) und enthalten den Nachweis des gesetzmäßig auftretenden Längsquerschnittstromes im ruhenden Zu-

[1]) *W. Kühne* u. *J. Steiner*. Bd. III. dsr. Unters. S. 149.

[2]) Untersuch. über thierische Electricität. II. S. 256.

stande des Nerven. Da wir in *du Bois-Reymond*'s Werken und in der Literatur überhaupt keine Angabe über das Verhalten des erregten N. opticus zu finden vermochten, fiel uns darüber ein Vorversuch zu, der immerhin erledigt werden mußte, so wenig Jemand daran gezweifelt haben wird, daß der Sehnerv bei genügend erhaltener Erregbarkeit negative Schwankung seines Stromes zeigen müsse, wie jeder andere Nerv, wenn man ihn mit den gebräuchlichen Mitteln reizt. Wie sich zeigen wird, berührte das einfache Experiment jedoch einige Probleme von hervorragendem Interesse.

Bezüglich des Ruhestromes mag erst die folgende Beobachtung orientiren.

N. Opticus

eines 20 Ctm. langen Barsches, abgeleitet am peripheren Querschnitte und an einer 4 Ctm. entfernten Stelle des Längsschnittes. Strom in Cmpstgr. Kupferdraht von 0,8 mm. 1 Daniell im Kreise.

11 h.	45 Min.	+ 123 mm.
11 „	54 „	+ 108 „
12 „	1 „	+ 93 „
12 „	6 „	+ 87 „
12 „	11 „	+ 81 „
12 „	20 „	+ 74 „
12 „	27 „ .	+ 70 „ .

Neuer Querschnitt hart hinter dem vorigen angelegt; Anlage möglichst wie vorher.

12 h.	30 Min.	+ 128 mm.
12 „	34 „	+ 124 „
12 „	43 „	+ 104 „
12 „	50 „ .	+ 93 „ .

Das anfängliche Sinken des Stromes und das Steigen desselben nach dem Anfrischen des Querschnittes kann Bedeutung gewinnen, wenn es richtig ist, daß die Fasern des N. opticus keine Schnürringe besitzen.

Von Reizversuchen genügt es, einen anzuführen, da eine besondere für die vorliegenden Zwecke wichtigere Art derselben noch mitgetheilt wird.

N. Opticus

einer großen Barbe, erregt am centralen Ende, abgeleitet wie der vorige. Reizung von großem Schlitteninductorium mit Helmholtz'scher Vorrichtung; 2 Dan. im primären Kreise.

Schwankung in Scth.	Sec. Rolle zur primären.	Nervenstrom Scth.	Cmpstgr.
— 19	vorstehend,	763—0	+ 125
— 37	1/4 übergeschoben,	u. s. w.	
—41	1/2 übergeschoben.		

Wenn der N. opticus zuverlässig keine andern, als sensible Nerven (nicht etwa Gefäßnerven) enthält, so ist dieses Experiment die bequemste Form des von *du Bois-Reymond* einst an den sensiblen Wurzeln des Froschrückenmarkes zum Beweise des doppelsinnigen Leitungsvermögens sensibler Nervenfasern angestellten, und der Sehnerv hätte Aussicht zu dem damals so schmerzlich vermissten [1]) Objecte für nicht electrische Erregungsmittel auf dem Gebiete zu werden. Wir halten die negative Schwankung bei dieser und der umgekehrten (normalen) Orientirung des N. opticus des Barsches, des Hechtes und anderer Fische für so leicht und evident demonstrirbar und finden den Sehnerven des ersteren so lange erregbar, daß wir denselben zu vielen der wichtigen Arbeiten, die eines rein sensiblen Nerven bedürfen, empfehlen können. Etwaige andere im Sehnerven enthaltene Fasern würden bei evidenteren Ausschlägen kaum in Betracht kommen.

Ueber die Herrichtung des Sehnerven ist kaum etwas zu sagen: man eröffnet die Schädelhöhle und die Orbita am abgeschnittenen Kopfe, legt den nur vom Chiasma, dem Bulbus und

[1]) *E. du Bois-Reymond*, l. c. II. S. 590.

einer ihn begleitenden Sehne zu trennenden Nerven frei und faßt ihn am besten am centralen Ende an einem als Handhabe dienenden Stücke des Chiasma. Leider genügte das angenehm herzurichtende Object aus noch zu erörternden Gründen nicht allen Anforderungen, so daß auch der Sehnerv des Frosches heranzuziehen blieb. Derselbe ist allerdings sehr kurz, bei den großen, wahren Riesenexemplaren von R. esculenta, die wir aus Ungarn erhielten, vom Bulbus bis zum Chiasma gemessen höchstens $4-4^1/_2$ mm. lang, aber verwendbar, wenn man die freilich oft vergebliche Arbeit nicht scheut [1]). Im Tageslichte wird damit wohl Jeder leicht zum Ziele kommen, aber in monochromatischem, gelbem oder rothem Lichte schien sie unausführbar. Wir wählten deshalb je nach Bedürfniß zu regulirendes Gaslicht während möglichster Bedeckung der Cornea mit einem Tuche oder mit dem Finger. Zuerst wird an dem enthäuteten Kopfe die Schädelhöhle eröffnet, das Hirn von den Riechnerven getrennt, um das Chiasma, wie um eine Queraxe nach rückwärts geklappt und nach einem hart hinter dem Chiasma geführten Schnitte ganz entfernt. Hierauf ist es gerathen, den einen N. opticus zu opfern, indem man ihn unmittelbar vor seinem Austritte zur Orbita abschneidet und als Handhabe für den andern benutzt. Was zu thun übrig bleibt, ist der schwierigere, ohne Umständlichkeit nicht zu schildernde Theil der Operation. Der Nerv muß bis zum Eintritte in den Bulbus von dem überlaufenden Aste des N. trigeminus und dem ihn fest umschließenden Muskeltrichter befreit werden, theils um die nöthige Länge zu gewinnen, theils um ihn entgegen der unangenehmen Tendenz, sich zu krümmen und an das Auge zu schmiegen, zu den Electroden aufrichten zu können; erst im letzten Augenblicke, wenn der Nerv zwischen die Electroden einge-

1) Soeben finden wir den N. opticus mäßig großer Kröten (Bufo vulg.) $5-5^1/_2$ mm. lang; vielleicht ein geeignetes Object, falls die größere Zartheit des Nerven nicht hinderlich wird.

schaltet werden soll, wird vor dem Chiasma ein scharfer, sogleich mit dem Thonstiefel aufzufangender Querschnitt angelegt. Von den Thonen wird der für den Querschnitt bestimmte nicht mit einer Lunge überzogen, um besser an dem Nerven zu haften. Selbstverständlich liegt die Electrode des Längsschnittes sehr nahe der andern und darf mit dem Bulbus in keiner anderen leitenden Verbindung stehen, als durch den Nerven. Ein Fehler gegen die letzte Vorschrift bei Belichtungsversuchen macht sich übrigens zum Glück am Galvanometer, das dann „Bulbusschwankungen", an Stelle der davon sehr verschiedenen des Opticusstammes anzeigt, sofort bemerklich.

Die negative Schwankung des Längs-Querschnittstromes am Froschopticus durch electrisches Tetanisiren zu erhalten, gab es der Kürze des Nerven wegen nur das eine Mittel, die periphere Ausbreitung im Auge zu erregen, ein Experiment, das in der Folge auch bei den Fischen angestellt wurde. Zu dem Ende wurden 2 Platin- oder Kupferdrähte auf einer Glasplatte der Art befestigt, daß die freien Enden zwei unvollkommen geschlossene, übereinander stehende Ringe bildeten, deren Ebenen horizontal über der Unterlage lagen. Die den Maaßen der Bulbi angepaßten Durchmesser der Ringe gestatteten den oberen, etwas engeren Ring als Stütze des halbirten, wie ein Hut darüber gestülpten Auges zu verwenden, indem dessen Innenfläche den Draht mit einer ungefähr auf halbem Wege zwischen Papille und Aequator liegenden Zone berührte, während der untere nur wenig über den vordern Schnittrand in den Hut hineinragte (Fig. 13). Für das Froschauge durfte sich das kleine Drathgestell, auf dem die umgestülpte Hohlschale sicher ruhte, weiter über die Glasplatte erheben, als das größere, den Fischaugen ange-

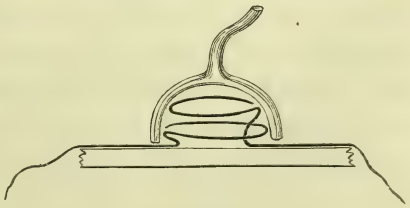


Fig. 13.

paßte, unter welchem die Platte selbst mit zur Stütze des Randes der den schlüpfrigen Glaskörper z. Th. noch enthaltenden Augenhälfte diente. Die Drähte waren selbstverständlich bis zum Uebergange in die Ringe mit isolirendem Firniß überzogen. Die Reizversuche mit dem Apparate wurden im Dunkeln angestellt.

Vers.	L-Q-Strom des N. opticus.	Schwankung des Nervenstroms. Scth.	Reizung. Stand der sec. Spirale.	Bemerkungen. 15 Min. nach dem Tode.
I. Barsch.	Comp. +130 mm	0	5 Ctm. vor der primären.	
	+130	—10	gerade vorstehend = I	
	+130	—17	1/4 übergeschoben = II	
	+130	—19	1/2 „ = III	
	+130	—19	ganz „ = IV	jetzt isolirte Retina giebt —5, —10 u. —9 Scth. Schwankung auf Licht.
II. Barsch.	Comp. +110	0	II	viel Glaskörper im Auge geblieben.
	+ „	— 4	III	
	„	+ 4	IV	Stromschleifen wahrscheinlich. Retinastrom auf Licht: —27 und +29 Scth.
III. Barsch.	+267 Scth.	0	I	
		—36	II	
		—34	II	
		—28	III	
		—21	III	während der Reizung zutretendes Licht ändert nichts.
		—19	III	deßgl.
		—15	III	

Am Schlusse der letzten 4 Reizungen erhielt die — S. nach dem Absperren der Reizung (während der Schlittenunterbrecher fortarbeitete) einen rasch wieder verschwindenden gleichsinnigen Zuschlag von 5—7 Scth.

IV. Frosch.	+280 Scth.	0	I	
		— 9	II	
		—14	III	
		— 7	III	
		—17	IV	
		— 6	II	zutretendes Licht ändert nichts.
		—10	II	

Nach der electrischen Reizung geben Augengrund und isolirte Retina auf Licht Maximalschwankungen = +23, —30 und +27 Scth.

Die Reaction am N. opticus nach electrischer Reizung seiner Ausbreitung in der Netzhaut besteht also, grade wie bei Reizung des Stammes selbst, in der gewöhnlichen, bekannten, negativen

Schwankung, deren geringere Grade schon bei schwachen, an der Zunge unfühlbaren Inductionsschlägen beginnen. Nur an einem Auge ging der Nervenstrom nicht unmittelbar nach dem Abbrechen des Tetanisirens wieder zur Größe des Ruhestromes zurück, sondern auffallender Weise erst nach einer erneuten kleinen negativen Schlußschwankung. Wir haben den Fall aufgeführt, obgleich ein ähnlicher nicht wieder vorkam. Vielleicht hat die Erscheinung, als von retinaler Erregung bedingt, Bedeutung. Die Reizung wurde auch in der Weise probirt, daß eine Ringelectrode ins Innere, die andere auf derselben Höhe am äußeren Umfange des Bulbus angelegt wurde, aber dieses Verfahren leistete weniger, indem leichter Stromschleifen am Opticusstamme auftraten, wie beim Gebrauche zu starker Inductionsschläge überhaupt, an vorwiegend positiven Schwankungen bemerklich.

Selbst an den wenig haltbaren Fischaugen war der galvanometrische Reizversuch eine gute Stunde nach Herrichtung des Präparates erfolgreich auszuführen.

Von diesen als Vorversuchen zu betrachtenden, electrischen Reizversuchen gingen wir, obschon mit geringen Hoffnungen, zu solchen mit dem Lichte über, wo die Erregung nicht die direkte Fortsetzung des N. opticus im Auge, sondern ausschließlich deren lichtempfindliche Endigung betraf, ein Wagniß, von welchem *Holmgren* vorausgesetzt hatte, daß es ebenso oft begonnen, wie erfolglos aufgegeben sei. Uns selber war es, als wir vor Jahren das naheliegende Fischpräparat dazu verwendeten, kaum besser gegangen; mit den jetzigen vollkommeneren Einrichtungen und nachdem die Fischretina zu Ansehen gekommen, sollte es jedoch nochmals versucht werden, und wenn es fehlschlug, wenigstens probirt werden, ob intermittirendes Licht auch versage. War es doch einiger Anstrengungen werth nachzusehen, ob ein sensibler Nerv auf Erregung seiner natürlichen Endigungen, obendrein durch den sog. adäquaten Reiz, statt Empfindung zu veranlassen,

den Magneten des Multiplicators bewegen werde, der Art etwa wie der motorische Nerv in *du Bois-Reymond*'s bekannten Strychninversuchen die Nadel statt des Muskels zum Zucken brachte. Man täuscht sich, wenn man glaubt, das Experiment sei bereits angestellt und in *du Bois-Reymond*'s Beobachtung der negativen Schwankung am Hüftnerven enthalten, als der behäutete Unterschenkel des Frosches mit siedender Salzlösung von den Zehen zum Knie fortschreitend verbrüht oder von concentrirter Schwefelsäure verätzt und erhitzt wurde[1]), denn der Autor bezeichnete das Verfahren selber nur als „Tetanisiren des Ischiadicus von seinen Hautverzweigungen aus" und sagt ausdrücklich, der Schenkel werde dabei „Schritt für Schritt und durch und durch" verbrüht, was außer den „Hautverzweigungen" auch die Stämme und motorischen Fasern ergreifen mußte. Wir haben den Versuch mit der *du Bois*'schen Trichterröhre (l. c. Taf. V, Fig. 132) wiederholt und in der That bemerkt, daß die Schwankung bestehen bleibt, wenn man die Haut bis zu einer um den Fuß gelegten Ligatur abzieht und nach dem Durchreißen der Hautnerven wieder zum Knie emporzieht, oder die ganze Haut entfernt. Man könnte sich also nur auf die mit der Schwefelsäure gewonnenen, nach *du Bois* nicht ganz so deutlichen Ergebnisse berufen, wo der Nachweis, daß nur „Hautverzweigungen" im Spiele sind, vielleicht möglich ist, wesentliche Betheiligung der sensiblen Endvorrichtungen aber gerade ausschließen würde.

Mit den neueren, besonders auf vollkommenen Lichtabschluß bedachten Einrichtungen schien am Fischauge anfänglich nicht mehr erreichbar, als früher. Erst als die Barbe, mit welcher wegen ihres langen N. opticus der Anfang gemacht, aufgegeben worden, nachdem sich die geringe Haltbarkeit der zugehörigen

[1]) l. c. II, S. 520—523.

Netzhaut herausgestellt hatte, und der Hecht an die Stelle trat, war der Effect am Galvanometer sogleich ganz unzweideutig und so später beim Barsch, am vollkommensten jedoch beim Frosche.

Der Bulbus wurde stets mit der Cornea nach abwärts auf das Ebonitdiaphragma über dem Spiegel des Mikroskopfußes gelegt und die Beleuchtung durch die 75 Ctm. entfernte Gasflamme, falls intermittirendes Licht in Verwendung kam, durch ein 2 Meter entferntes Sciopticon bewirkt, während der Opticus mit den schon erwähnten Vorsichtsmaßregeln in den Kreis des Galvanometers aufgenommen wurde. Wir verfuhren also wesentlich anders als *Holmgren*, der den Opticusstamm und -Querschnitt zwar auch in den Kreis brachte, aber stets den Bulbus mit darin aufnahm, in welchem Falle man Bulbus- oder Retinawirkungen bekommt, die wir gerade auszuschließen hatten. In welchem Maaße dies gelungen, zeigen die folgenden Ergebnisse: die Schwankungen des Opticusstromes haben keine Aehnlichkeit mit denen des Bulbus- oder des Netzhautstromes, sondern sind schlechthin negative, wie alle bis jetzt von Nervenfasern in den leitenden Stämmen erhaltenen, aber der Sehnervenstamm ist, nach der Schwankung bemessen, in dauernder Erregung, so lange Licht ins Auge fällt, und geräth in verstärkte Erregung im Momente des Erlöschens des Lichtes.

Vers.	Opticusstrom.	Schwankung des Opticusstromes. Scth.	Licht.	Bemerkungen.
Barsch. I.	500—0 u. s. w. comp.	— 2 — 1	intermittirend. plötzlich abgebrochen.	
	„	— 2 — 0	constant.	
		— 3 — 1	intermittirend.	
		—1/2 —1/2	constant.	
		— 2 — 2	intermittirend.	

Vers.	Opticusstrom	Schwankung des Opticusstromes. Scth.	Licht.	Bemerkungen.
II.	560—0 u. s. w. comp.	— 2 — 1	constant.	
		— 2 0	intermittirend.	
		— 3 0	"	
		— 1 — 1/2	constant.	
		— 3 0	intermittirend.	
		— 4 — 2	constant.	
		— 4 0	intermittirend.	
		— 3 0	roth, constant.	
		— 3 0	intermittirend. roth.	
III.	Comp. 275 mm	— 1 — 1	constant.	
		— 1 — 1/2	"	
		0	intermittirend.	
Frosch. IV.	+347 Scth. comp.	0	weiß.	
		0	roth.	
		0	grün.	
	+367 Scth. comp.	— 5 — 2	weiß.	Neuer Querschnitt am Opticus angelegt.
		— 2 — 1	"	
		— 2 — 0	"	
		0	nur auf Sclera fallend.	
		— 2 — 2	in Cornea fallend.	
		— 3 — 1	"	
		— 1 1/2 — 1 1/2	"	
		+ 4 + 3	"	Längsschnittelectrode den Bulbus berührend.
V.	+220 Scth. comp.	— 1 — 1	nur auf Sclera.	
		— 1 — 3	auf die Cornea.	

Vers.	Opticusstrom.	Schwankung des Opticusstromes. Scth.	Licht.	Bemerkungen.
		— 1 — 2	auf die Cornea.	
		— 0 — 2	grün, sehr dunkel.	
		— 0 — 2	"	
		— 0 — 2	auf die Sclera.	Nervenquerschnitt erneut.
		— 2 — 3	auf die Cornea.	
		— 1 — 2	grün.	
		—1/2 — 3	"	
		— 0 — 2	grün, Cornea und Sclera.	
VI.	? comp.	0	Gasflamme.	
		— 3 — 4	"	Neuer Querschnitt.
		— 5 — 4	"	
		— 5 — 2	"	

Die Tabelle weist theils sehr schwache, theils erhebliche negative Schwankungen des in der Dunkelheit mit beträchtlicher Größe constant bleibenden Opticusstromes auf. Sind die Schwankungen schwach, so gewähren die Dauer der Stromabnahme während der ganzen Belichtungszeit, noch mehr die am Beleuchtungsschlusse auftretende, abermalige negative Schwankung als Zuschlag zur ersten, mit dem darauf folgenden verstärkten Rückschlage im Momente der vollen Rückkehr des Ruhestromes vortreffliche Mittel, die Erscheinung evidenter werden zu lassen und das Urtheil zu sichern. Wo die Schlußschwankung fehlt, wie es bei den Fischen sehr häufig ist, verlaufen auch die kleineren Schwankungen von 1/4, 1 und 2 Scth. so jäh, wie zuckend im Fernrohrbilde, daß Täuschungen kaum möglich sind. Wir haben

uns dessen ausdrücklich versichert, indem der im Dunkelzimmer Experimentirende falsche Signale gab, oder den Lichtzutritt verschwieg und niemals falsche Antworten vom Galvanometerzimmer erhalten oder Belichtungen unentdeckt bleiben sehen, bevor nicht die Leistungsfähigkeit des Präparats erloschen war. Bei guten Froschpräparaten bedurfte es dieser Umständlichkeit begreiflich nur gegen Ende des Versuchs, wenn die Reactionsfähigkeit sank, da über Schwankungen von 4—5 Scth. beim Kommen des Lichtes, von fast ebenso großen beim Schwinden des Lichtes und vollends über eine pseudopositive von 9 Scth. bei der zuletzt erfolgenden Wiederkehr des Ruhestromes keine Zweifel obwalten konnten.

Wie wir nun wissen, reagirt der Strom des sensiblen Nervenstammes auf die gewiß sehr eigenthümliche Erregungsweise seines epithelialen Endapparates durch Licht ganz in derselben Weise, wie der des gemischten und motorischen Nerven nach *du Bois-Reymond*'s zahlreichen Feststellungen auf Erregungen aller Art, gleichviel ob diese von reflectorisch in Thätigkeit gesetzten, mit Strychnin vergifteten Ganglien ausgehen, oder an der eigenen Substanz des Nerven als electrische, thermische, chemische oder mechanische Einflüsse wirksam werden. Ueberall ist es nur dieselbe wohlbekannte negative Schwankung des stromgebenden Nerven. Daneben wird es Interesse erregen, daß der N. opticus während continuirlicher Belichtung seiner Endapparate sich nicht anders verhält, wie ein electrisch tetanisirter, discontinuirlich erregter Nerv. Giebt es Gründe, das Galvanometer im letzteren Falle für ungenügend zu halten, um uns die zu vermuthende Discontinuität der Schwankung wahrnehmen zu lassen, so darf man ihm in unserem Falle wol trauen, da keine Gründe vorliegen, die nächsten Folgen anhaltender Belichtung nach Art der meisten sonst bekannten Tetani für discontinuirlich zu halten; die dauernde Stromabnahme im N. opticus würde also füglich als Phototonus

zu benennen sein. Endlich sehen wir den Abschluß der Belichtung, d. i. das Aufhören der Erregung durch Licht, oder vielleicht das Hereinbrechen gewisser vom Lichte gehinderter retinaler Processe durch eine letzte negative Schwankung des Opticusstammes angezeigt, die für nichts anderes zu nehmen ist, als für eine abermalige, den Nerven durchlaufende Erregung, als eine von einem Reize bedingte Schwankungswelle, und wenn denn der Phototonus ein Zeichen des thätigen Zustandes der Opticusfaser ist, so kommt man zu dem merkwürdigen Schlusse, daß Lichtentziehung größere Effecte zum Centralorgan befördere und intensivere Empfindung auslösen könne, als anhaltendes Einfallen desselben Lichtes ins Auge.

Bei der gegenwärtig unermeßlich scheinenden Ausdehnung des mittelst der electrophysiologischen Methoden zu bearbeitenden Theiles der Sinnesphysiologie war es nicht angezeigt, über die ebengenannten Feststellungen hinaus zu gehen, so nahe es lag, namentlich die Nachzügler des unmittelbaren Sehactes, worüber uns die Empfindung in bekannter Weise Aufschluß giebt, im Gange des Dunkelstroms aufzusuchen, obgleich dies sowohl am N. opticus, wie an der Retina thunlich scheint. Ein zwingender Grund, auf dergleichen für jetzt zu verzichten, lag schon in der Mühsamkeit der Versuche, die wegen der gebotenen Eile etwas entmuthigt. Bei den Fischen nämlich versagt der N. opticus auf Lichtreiz sehr bald, trotz nahezu vollkommener Erhaltung der Leistungsfähigkeit des Stammes und der des Auges oder der Retina. Herrichtung und Anordnung dürfen daher nicht mehr als 7—10 Min. in Anspruch nehmen, wenn nicht zu wenig Zeit für die Belichtungsreihen übrig bleiben soll. Ohne bestimmte zeitliche Angaben machen zu können, dürfen wir die Dauer der Leistungsfähigkeit des Bulbus-Opticus-Objectes nach der Decapitation für den Barsch auf etwa 20 Min. schätzen; die äußerste Eile ist aber nöthig, wenn man am Fischopticus die

negative Schlußschwankung sehen will, die wir deshalb auch erst spät kennen lernten, nachdem wir lange an einen durchgreifenden Unterschied desselben gegen das Froschauge geglaubt hatten. Am Frosche darf man sich mehr Zeit lassen, bis 30 Min. nach dem Decapitiren; doch wird es Andern nicht besser als uns mit diesem Präparate ergehen und mancher Versuch mit vollkommen negativem Erfolge gemacht werden, weil es schwer ist den weichen Nerven vor allen Schädigungen zu hüten und weil der Zustand des Auges großen Einfluß hat auf die Erhaltung des functionellen Zusammenhanges der Retina mit ihrem Nerven. Druck am Bulbus muß durchaus vermieden werden. Vergiftungen mit Curare und Atropin heben jenen Zusammenhang nicht auf, wie es scheint auch nicht Pilocarpin, so lange es die Retina nicht selbst alterirt. Sehr im Gegensatze zum Sehnerven der Fische zeigt der des Frosches fast bis zum Erlöschen der Anfangsschwankung die dem Belichtungsschlusse angehörige.

Innerhalb gewisser Grenzen zeigen sich die beiden Schwankungen des Opticusstromes wenig abhängig von der Intensität des angewendeten Lichtes. Wenn eine 50 Ctm. entfernte Streichholzflamme an günstigeren Froschpräparaten z. B. Ausschläge von 2—3 Scth., der 75 Ctm. entfernte Gas-Argandbrenner solche von 5—6 Scth. erzeugt, so bringt dasselbe Gaslicht an manchen Augen, wo es durch die Sclera und Chorioïdea Zugang findet und nur ein Minimum desselben zur Wirkung kommt, ebenfalls nur 2—3 Scth. zu Wege und Magnesiumlicht nicht mehr, als das Gaslicht durch die Cornea. Etwas mehr ist durch intermittirendes Licht zu erzielen; da die Zunahmen der Schwankung hier jedoch klein sind und die Art der Beleuchtung dem Auge verderblich scheint, sprechen die numerischen Belege nicht sehr deutlich. Wir haben, weil wir besondere Hoffnungen auf das Verfahren setzten, die Methoden dieser Lichtreizung vielfach variirt, indem ein gutes Uhrwerk mit Schnurlauf die mit veränderlichen Schlitzen

versehene Diaphragmenscheibe drehte und ein Bündel paralleler Lichtstrahlen aus dem Sciopticon 4—30 Mal per Sec. in das Auge gelangen ließ, ohne indeß mehr als vorübergehend erheblichere Schwankungen damit zu erzielen. Leidlich monochromatisches rothes, gelbes, grünes oder blau-violettes Licht leistete weniger als gemischtes. Aus besonderen Gründen wurde versucht, ob partielle Belichtungen des Augengrundes mit sehr kleinen und intensiven Bildern Vorzüge hätten, und es schien zum mindesten, daß sie nicht viel schlechter wirkten als große.

Selbstverständlich wurden mehrere der Opticusversuche unter Ausschluß unsichtbarer Wärmestrahlen angestellt, schon weil uns hier wieder die so auffallenden und Mißtrauen erweckenden Erfolge einzelner Beleuchtungen durch die Sclera begegneten. Wo in der Tabelle grünes Licht genannt ist, handelte es sich um sehr wenig intensive, in dieser Beziehung gewiß gefahrlose Bestrahlung.

Um endlich den Gedanken an Muskelwirkungen abzuweisen, sei erwähnt, daß einige hinter der Iris und Linse halbirte Fisch- und Froschaugen von innen diffus erleuchtet deutliche negative Schwankung des Opticusstromes darboten, das Froschauge sogar beim Erlöschen des Lichtes. Indeß geht unter diesen Umständen der functionelle Zusammenhang zwischen Auge und Nerv früh verloren.

IV. Leitapparat und Sinnesepithel.

Welche der in ihrer Mannigfaltigkeit gleichwol gesetzmäßigen photoelectrischen Schwankungen des Gesammtauges, der hinteren Augenhälfte oder der isolirten Retina man für das Abbild derjenigen der im lebenden Auge eingeschlossenen Netzhaut nehmen möge, so wird man keine einzige finden, welche mit denen des N. opticus congruent wäre. Dies ist für die Beurtheilung des Sitzes und der Quelle der retinalen electrischen Vorgänge von

grundlegender Bedeutung, indem es den Gedanken, die Netzhaut für nichts Weiteres als für eine periphere Opticusausstrahlung zu nehmen, ebenso weit abweist, als die histologischen Thatsachen demselben den Boden entziehen. Nur ganz zufälliger Uebereinstimmung bedarf es, um das unbelichtete periphere Sehorgan an der Rückfläche, wohin die Nerven ausstrahlen, negative Spannung gegen die vorderen, von Oberflächen oder natürlichen Längsschnitten der Opticusausbreitung eingenommen annehmen zu lassen, wie wenn sich hinten Nervenquerschnitte befänden. Man wird *Holmgren* zwar gern zugestehen, die am geschlossenen Bulbus mit Einschluß des Sehnervenansatzes auftretenden gesetzmäßigen Dunkelströme scharfsinnig auf eine darin am Orte der Netzhaut befindliche Membran mit negativer Rückfläche zurückgeführt zu haben, ohne aber damit die Negativität der Stäbchenseite für ein Zeichen der Zusammensetzung dieser Schicht aus natürlichen Nervenquerschnitten nehmen zu müssen. Wenn vollends von diesem Objecte der Schluß auf die Präexistenz eines allgemeinen ruhenden Nervenstromes gezogen werden soll, so ist selbst für den Fall eines über alle Zweifel erhabenen Nachweises des Dunkelstromes in einem völlig unveränderten Auge einfach auf den Bau der Retina zu weisen, der uns fast überall, in der äußersten Schicht ausschließlich, ganz andere Dinge zeigt, als freie Nervenenden und in keinem anderen Niveau etwas, das solchen Enden nur ähnlich sähe.

Die Präexistenz des retinalen Ruhestromes oder Dunkelstromes, wie wir zu sagen vorzogen, war schon früher von *L. Hermann* geleugnet, später von neuen Grundlagen aus bezweifelt, indem auf die durch die Vergänglichkeit des Sehpurpurs und verwandte Erscheinungen bezeugte Veränderlichkeit der Netzhaut gewiesen wurde. Dies trifft für dunkel gehaltene und im Dunkeln abgeleitete Augen nicht zu, denn die Purpurbleiche ist durch den Einen von uns im Gegensatze zu dem darin vermutheten

Irritationsphänomen, wofür sie nach *Boll*'s Angaben gehalten werden mußte, umgekehrt als ein durch keinen Insult oder Reize, wie Druck oder electrischen Einfluß, die ja auch auf die Retina erregend wirken, sondern als ein von Erregbarkeitszuständen unabhängiger, völlig allein bestehender, ausschließlich vom Lichte abhängiger chemischer Act erkannt worden. Was immer also im Auge ohne Licht, in der Ruhe der Dunkelheit vorgehen möge, der Sehpurpur wird sich dabei nicht ändern und weder Alterations- noch Actionsströme veranlassen, denen der Dunkelstrom zuzurechnen wäre. Dagegen könnte es andere Sehstoffe geben, welche durch alle die Einflüsse und Stoffe, welche als Nervenreize zu bezeichnen sind, ebenso afficirt oder zersetzt werden, wie durch Licht, oder Dinge, die weder Sehstoffe noch überhaupt chemische Körper, sondern organisirte Molekeln wären, von solcher Alterabilität, daß jeder am Bulbus beobachtete Dunkelstrom erst durch vollkommenen Ausschluß der leisesten Abweichung von den Normalverhältnissen zu legitimiren wäre. Einer solchen Anforderung wird gegenwärtig nicht zu genügen sein, und um so weniger genügt werden, als es nichts helfen könnte gegenüber dem Einwande, daß wir überhaupt keine absolute Ruhe im nervösen Apparate des Sehorgans kennen.

Glücklicher Weise kommt hinsichtlich der photoelectrischen Erscheinungen am Auge zunächst wenig oder nichts auf den Dunkelstrom an, denn dieselben sind ihrer Natur nach unabhängig sowohl von der Richtung jenes Stromes, wie von dessen Vorhandensein und bestehen nur in der Entwicklung electrischer Gegensätze zwischen Vor- und Rückseite der Netzhaut, indem einmal die Stäbchenseite negativ wird (+ S.) gegen die andere, das andere Mal positiv (— S.). Diese Gegensätze treten gesetzmäßig und abhängig vom Lichte auf und wenn sich jemals etwas ihnen vergleichbares ohne Licht ereignet, so könnten dies nur die ganz langsamen, nicht selten mit völliger Umkehr verbun-

denen, wiederholt nach dieser und jener Seite schlagenden Wandlungen des Dunkelstromes sein, deren oben so häufig gedacht werden mußte. Wir hätten nichts dagegen, diese auf Erregungsvorgänge durch Absterbeprocesse, wie Erstickung, Säuerung u. dergl. zurückzuführen und vermöchten uns dergleichen selbst den zarten Wolken gleich, die unser Sehfeld im Dunkeln wie Nebellicht durchwallen, im lebenden Auge zu denken, begleitet von electrischen Schwankungen langsamen Verlaufes, in deren lange flache Wellen die photoelectrischen nur tiefe, steile Kerben ziehen oder spitze Gipfel pflanzen würden.

Der Versuch, den Dunkelstrom des Auges auf Ruheströme der Fasern des Sehnerven zurückzuführen, mußte naturgemäß den andern nach sich ziehen, die photoelectrischen Schwankungen der Retina den gewöhnlich die Erregung begleitenden Schwankungen der Nerv- und Muskelströme einzureihen. Indeß scheint *Holmgren* gefühlt zu haben, in welchem Widerspruche die von ihm am Frosche rein positiv, bei den übrigen Thieren erst negativ, dann positiv gefundenen Schwankungen der Bulbusströme mit der Erfahrung stehen, daß der erregte Nerv ausschließlich negative hat, und darum anzudeuten, es sei weniger an die gewöhnliche Erregungsweise, als an die durch den constanten Strom zu denken, wo allerdings die Phasen des Electrotonus zur negativen Schwankung algebraisch summirt auch zu positiven Anlaß geben können. Die Vorstellung von der Aehnlichkeit der Erscheinungen an der Retina mit denen am Nerven beim Kommen und Schwinden des polarisirenden Stromes braucht nicht weiter ausgesponnen zu werden, um zu zeigen, daß dabei doch in keinem Falle volle Congruenz mit den retinalen Schwankungen auf Kommen und Gehen von Licht herauskommt. Um so mehr ist es Zeit, sich ernsthaft zu erinnern, daß das ausschließliche Vorkommen negativer Schwankung am Stamme des N. opticus dasselbe Verhalten für eine wichtige Schicht der Retina und zwar für die mit dem Sehnerven einzig

in gewebseinheitlichem Zusammenhange stehende vordere Faserschicht bezeugt, welche also zur selben Zeit, wo die ganze Retina eine Reihe electrischer Schwankungen z. Th. umgekehrter Art aufweist, nur negative besitzen kann. Was davon abweicht, muß demnach seinen Sitz in Schichten haben, die nicht weiter als bis zur Ganglienlage nach vorn reichen.

Hieran schließt sich eine andere, nicht minder schwer wiegende Thatsache: der Strom des N. opticus hört lange vor dem der Netzhaut auf, Lichtreiz mit Schwankungen zu beantworten, und da das Gleiche für die vordere Faserschicht gelten muß, so beziehen sich die meisten Beschreibungen der photoelectrischen Schwankungen auf Objecte, die bezüglich der vorliegenden Frage als reducirte Retinae anzusehen sind, als Membranen, welche vorn durch die ersten gangliösen Elemente aber nicht von mitthätigen Nervenfasern begrenzt sind.

Das frühe Versagen des N. opticus zur Zeit, da die Netzhaut am Galvanometer noch überaus mächtig anspricht, und die dauernde Indolenz des Nervenstammes gegen Lichtreiz während anhaltender Wirksamkeit der Retina könnte man versucht sein, Veränderungen des Nerven selber, wenigstens in seiner vorderen retinalen, wirklichen Ausbreitung zuzuschreiben. Dies läßt sich durch die oben belegte Möglichkeit, durch electrisches Tetanisiren nicht nur vom Nervenstamme, sondern auch vom Innern des Auges her, lange über die Zeit der Reactionsfähigkeit gegen Lichtreiz hinaus, am centralen Ende des Sehnerven negative Schwankung zu erzielen, sogar bei den Fischen widerlegen, wo der Opticus früh versagt, und am vollkommensten zurückweisen durch die Erfahrung, daß die electrische Erregbarkeit der Opticusausstrahlung in der Retina bei den Fischen gewöhnlich die der Retina durch Licht überdauert. Da man außerdem längere Leistungsfähigkeit von den marklosen Fasern des N. olfactorius des Hechtes kennt[1]),

[1]) vergl. Bd. III. S. 149.

die sich von denen der Barschretina nicht unterscheiden, so giebt es keinen Grund, die physiologische Erhaltung der vorderen Retinaschicht zu bezweifeln, selbst in dem Falle, wo sie auf Lichtreiz nicht mitreagirt, was für die meisten Beobachtungen an der isolirten Netzhaut gilt.

Unter diesen Umständen muß eine Unterbrechung zwischen zwei noch nicht afficirten Gewebselementen durch Versagen eines dritten jene verbindenden sich ereignet haben und ein solches braucht nicht erst vorausgesetzt zu werden, sondern ist vorhanden in den retinalen Ganglienzellen. Die sogenannten inneren Körner mag man als streitige Punkte der Retinahistologie umgehen, aber wenn mit ihnen als Einschaltungen in die nervöse Bahn von den vorderen Ganglien oder von den Fibrillen der Faserschicht bis zum Sinnesepithel zu rechnen ist, so bleiben sie eben auch gangliöse Elemente, wie alle in den Lauf von Nervenfasern unterbrechend eingefügten Zellen. Genug, es giebt zwischen Opticusfaser und Sehzelle mindestens eine gangliöse Station und von wie viel größerer Vergänglichkeit eine solche zu sein pflegt, als die Leitung selbst, ist bekannt. Man brauchte also dazu nur die Annahme zu machen, daß die Ganglien der Retina, der Auffassung dieses Organs als eines vorgeschobenen Postens des Gehirns gemäß, sich wie die des Großhirns verhalten, welche nach *Luchsinger*'s[1]), von *Auerbach*[2]) bestätigten Erfahrungen selbst beim Frosche ungemein früh nach Störungen der Circulation und Respiration versagen, um auch die auffallend frühzeitige Leitungsunterbrechung der Netzhaut zu verstehen.

Mit der Annahme der gangliösen Leitstörung gelangt man für die derselben unterworfenen Netzhäute zu einer allerdings einladenden Quelle der Dunkelströme, wenn man dieselben als

[1]) Zur allgemeinen Physiologie der irritablen Substanzen. Rede. 23. Nov. 1878. Bonn 1879.

[2]) L. Auerbach, Dissert. inaug. Heidelberg 1880.

Längs-Querschnittströme derjenigen Nervenfasern auffaßt, deren Fibrillen die vordere Schicht der Retina bilden und in die Dicke der Netzhaut eintretend zu den Ganglien nach außen umbiegen. Diese Fasern wären da, wo sie in abgestorbene Ganglien münden, als mit chemischen Querschnitten versehen zu betrachten und würden dieselben der negativen Stäbchenfläche zuwenden, während die Vorderfläche der Membran lauter natürliche Längsschnitte aufweist. Unter Umständen mag der Dunkelstrom z. Th. auf dieses anatomische Substrat zu beziehen sein, aber wenig stimmt damit das in allen Ueberlebensverhältnissen vorkommende Erlöschen oder Umkehren jenes Stromes, Erscheinungen, welche mindestens noch ein zweites, ohne Licht stromgebendes Substrat erfordern, dem die Aufhebung und Uebercompensation jenes Nervenstromes zuzuschreiben wäre. Das Absterben der Ganglien zugebend, sieht man ferner ein, daß Alles, was außer den vorderen Opticusfibrillen in den mittleren Schichten der Netzhaut an leitenden, also nervösen Fasern noch vorhanden ist, zu einem gewöhnlichen Nervenstrome kaum etwas beitragen kann, da diese vorwiegend radiär verlaufenden Gebilde der Vorder- wie der Rückseite wesentlich Querschnitte zuwenden, folglich „unwirksam“ angeordnet sind.

Indem wir uns den Widerspruch nicht verhehlten, dem die angenommene Vergänglichkeit der retinalen Ganglien wenigstens bezüglich der in Rede stehenden, Fischen und Amphibien entnommenen Objecte begegnen könnte, da ja so viele Ganglien der Poikilothermen, wie die des Rückenmarkes, des Herzens u. s. w. thatsächlich sehr lange überleben, und des Einspruchs gewärtig sein mußten, daß die Ganglien selbst Quellen sowohl der Dunkelströme wie der Schwankungen sein könnten, worüber um so zahlreichere Annahmen möglich wären, je weniger wir von electrischen Vorgängen in diesen Elementarorganismen wissen, sahen wir uns nach einem Präparate um, in welchem Niemand einiger-

maßen lange überlebende Ganglien voraussetzen würde. Ein solches Object fand sich in der Vogelretina.

Holmgren hat schon angegeben [1]), daß ausgeschnittene Stücke des Augengrundes der Säuger und Vögel sowohl den Ruhestrom, wie dessen Schwankungen auf Belichtung zeigten und uns war es sogar gelungen, diese Erscheinung an der isolirten Retina des Kaninchens wahrzunehmen; das Präparat vom Säugethiere erwies sich aber außerordentlich vergänglich und nicht besser fanden wir neuerdings den ganzen Augengrund, in dem die Netzhaut gar nicht berührt worden. Hing nun dieses rasche Erlöschen der photoelectrischen Reaction, unserer Auffassung conform, weder mit der Vergänglichkeit der gangliösen noch mit der der faserigen Nervenelemente zusammen, so sagten wir uns, daß die der Sehzellen entscheidend sein würde. Mehr, als wir es ahnen konnten, bestätigte dies die Untersuchung der Retina der Taube.

An lebenden Hühnern fand *Holmgren* den im Organe von hinten nach vorn gerichteten Dunkelstrom beim Einfalle des Lichtes negativ, auf Lichtentziehung positiv schwankend. Dasselbe fanden *Dewar* und *M'Kendrick* bei der Taube und Eule; ebenso verhielten sich nach *Holmgren*'s Beobachtung der abgetrennte Augengrund und Stücke dieses, was wir für die Taube bestätigen können. Wir sahen aber sogleich, daß man die Retina selbst, d. h. isolirt vortrefflich zu dem Versuche verwenden könne, denn die Erscheinungen waren daran dieselben und die Schwankungen erzeugten beträchtliche Ausschläge (bis 30 Scth. und mehr). Nur mußte man sehr bald auf die positive Schlußschwankung verzichten. Entsprechend der den Mikroskopikern bekannten Haltbarkeit der langen Stäbchen und Zapfen in der Taubenretina fanden wir deren photoelectrische Reaction außerordentlich dauerhaft, fast so günstig, wie bei den Fischen. Ausnahmen, die übrigens

[1]) Bd. III. S. 320.

bei den Fischen auch vorkommen, sind uns allerdings begegnet, unter zahlreichen Thieren indeß nur zwei, wo von Anfang an gar keine Lichtreaction zu bemerken war, vielleicht weil wir erst später in dem Erwärmen das Verfahren kennen lernten, den Erfolg besser zu sichern.

Netzhaut der Taube.

Vers.	Dunkelstrom in Scth.	Schwankung auf Licht in Scth.	Bemerkungen.
I.	−363		
1/4 der Ret. a	−323	+20	
		−12	
	−307	+21	
		−15	
	−301	+18	rothes Licht.
		−17	
b 2. Auge.	−132		
	−122	+ 9	
		−10	
	−127	+ 5	
		−10	
	−107	+ 4	
		− 8	
	− 99	+ 8	
		− 4	
c Präparat von a nochmals.	+ 13	− 7	
		+ 6	
	+ 13	− 6	
		+ 7	
d Präparat von b nochmals.	+107		
	+ 47	−12	
		+ 3	
8 Min. später.	+ 62	− 4	
		+ 2	
	+ 58	− 5	
		+ 2	
10 Min. später.	+ 63	− 2	
		+ 1	
Stück Ret. von a.	+ 88	− 4	
	+ 74	− 2	35 Min. nach der Decapitation
		+ 1	
II.	+ 45		
a Stück der Retina.	− 75	+10	16 Min. nach der Decapitation.
		?	

Vers.	Dunkelstrom in Scth.	Schwankung auf Licht in Scth.	Bemerkungen.
	− 85	+ 8	
		− 2	
	− 71	+ 7	
		− 9	
b Aus dem andern Auge.	+ 22	− 9	24 Min. nach der Decapitation.
		+ 3	
	+ 12	− 7	
		+ 3	
	− 9	0	32 Min.
		0	
c Präparat von a.	+ 80	− 4	36 Min.
		+ 2	
	+ 72	− 5	
		+ 1	
III.	−240	+10	
Stück der Retina.		− 2	
	−186	?	
	−180	+ 3	
		− 5	
	−199	+ 2	
		− 1	
	−266	0	nach 10 Min.
		0	
IV. a	−307		Temp. 12° C.
	−387	+14	
		− 9	
	−392	+10	
		−13	
	−379	+ 4	nach 9 Min.
		− 9	
	+ 76	0	19 Min.
b Neues Retinastück.	+ 74	−10	22 Min.
		+ ?	

Vers.	Dunkelstrom in Scth.	Schwankung auf Licht in Scth.	Bemerkungen.
	+ 41	— 6	
		+ 1	
	+ 24	— 6	
		+10	
	+180	— 7	28 Min.
		+ ?	
	?	— 5	
		+ 2	
	+150	— 5	
		+ 5	
V. a	— 37	+ 8	5 Min.
		—10	
	— 19	+ 2	
		?	
	— 17	+ 3	
		— 4	
b	— 12	+ 3	11 Min.
		— 5	
	+ 34	—10	
		+ 5	
	+ 28	— 7	
		+ 1	
Wieder a	— 19		15 Min.
VI. a	—252	+36	Temp. 30° C. 4 Min. nach d. Decapitation.
		—81	
	— 90	+28	
		—63	
	+ 58	—22	7 Min.
		+42	
	+ 98	—21	
		+35	
	+138	—21	
		+35	
	+167	— 8	
		+15	
	+172	+18	16 Min.
		—24	
	+232	— 7	Andres Stück derselben Retina, bis dahin nicht erwärmt.
		+ 7	
b	+232	— 3	3 Min. erwärmt.
		+14	
	+268	— 3	4 Min. erwärmt.
		+ 2	

Vers.	Dunkel. strom in Scth.	Schwankung auf Licht in Scth.	Bemerkungen.
	+212	— 3	9 Min. erwärmt.
		+ 1	
c aus dem andern Auge.	+272	—25	30 Min. ohne Erwärmen conservirt; jetzt erwärmt.
		+34	
	+281	—23	
		+25	
VII. a	+ 15	— 8	3 Min. nach Decapitation.
		+ 3	
	+ 5	— 7	rothes Licht.
		+ 3	
b	+117	—34	nach 6 Min.
		+36	
	+ 77	—40	
		+25	
	+ 47	—20	nach 20 Min.
		+14	
	— 63	+ 6	
		— 9	
	— 57	+ 5	rothes Licht.
		— 7	
	— 8	+ 4	nach 26 Min.
		— 3	
c Präparat von a.	+ 46	— 5	nach 30 Min.
		+ 4	
	+ 14	— 3	
		+ 1	
	+ 6	— 2	nach 45 Min.
		+ 2	
	+ 53	— 2	Präparat schwach erwärmt.
		+ 3	
	+280	— 6	wenig intensives rothes Licht.
		+ 6	
	+279	—12	
		+13	
	+257	— 5	36 Min.
		+ 4	
d Andres Stück derselben Ret.	+ 25	— 5	37 Min. kalt gelegenes Retinastück.
		+ 6	
	+ 50	—32	allmählich fortschreitende Erwärmung des Präparats.
		+22	
	comp.	—20	
		+11	
	+293	—10	Retina gewendet.
		+15	

Vers.	Dunkelstrom in Scth.	Schwankung auf Licht in Scth.	Bemerkungen.
Stück der Ret. von a.	+293	— 9 +14	
	+204	— 1 + 1	47 Min. kalt gelegen.
	+192	— 5 + 0	3 Min. erwärmt.
	+184	— 3 + 1	
	?	0	51 Min.

Vers.	Dunkelstrom in Scth.	Schwankung auf Licht in Scth.	Bemerkungen.
VIII.	—287 comp.	+18 —33	erwärmt; 9 Min. nach Decapitation.
	—252	+13 —28	
	+217	—25 +12	
	+207	— 8 + 8	
	+205	— 6 + 6	

Aus diesen Beobachtungen glauben wir entnehmen zu dürfen, daß die Taubennetzhaut sich ohne Erwärmen am längsten erhält, bei höherer Temperatur aber am besten auf Licht reagirt. Die Erwärmung geschah über einem großen, mit mehrfach durchbrochenem Deckel versehenen Wasserbade, unter einer weiten, über die Electroden gestülpten Glasglocke, worin die Temperatur sehr langsam auf 25° bis höchstens 40° C. stieg. Da der Dunkelstrom der Taubennetzhaut stürmischeren, mit Umkehr verbundenen Schwankungen unterliegt, als bei den Poikilothermen, ist es nöthig hervorzuheben, daß dieser Wechsel bei andauerndem Erwärmen geringer wird und ohne Erwärmen, nachdem das kleine Präparat natürlich rasch die umgebende Temperatur angenommen hat, besonders auffällt. Man kann sich also an den erwärmten Präparaten am wenigsten über die den Beleuchtungen angehörigen Schwankungen täuschen, was geübten Beobachtern überhaupt nicht begegnen wird. Die beste Garantie leistet hier das Gesetz der constanten Spannungsänderung, nach welchem man in Kenntniß des Stromumschlages die Richtung der Schwankung in den meisten Fällen voraussagen kann. Wenn wir dasselbe Gesetz an der Taubennetzhaut nicht immer constatirt haben, so dürfen wir dies auf die anfänglich unterlassene fortdauernde Controle der Richtung des jeweiligen Dunkelstromes beziehen.

Obgleich bis heute der Gedanke nicht aufgekommen sein wird, daß Ganglien und Nerven der Vögel mehr als $^3/_4$ Stunden nach Ablösung vom Körper ihre Erregbarkeit bewahrten[1]), so haben wir doch nicht unterlassen, die Ueberlebenszeit einiger Theile des Nervensystems nach der Decapitation ausdrücklich festzustellen. Reflexe oder Alterationsbewegungen geköpfter Vögel können in den ersten Augenblicken sehr lebhaft sein, aber sie erlöschen bei der Taube spätestens nach 2—3 Minuten, und als wir 5 Minuten später einen Drath ins Rückenmark bohrten, sahen wir nirgends Bewegungen auftreten. Nach 12 Minuten war es unmöglich, an den direkt noch gut erregbaren Muskeln Bewegung auf stärkstes electrisches Tetanisiren der großen Nervenstämme wahrzunehmen, und als in einem Falle der N. ischiadicus nach 7 Min. mit Längs- und Querschnitt zum Galvanometer abgeleitet wurde, ergab sich wohl ein ziemlich kräftiger Strom normaler Richtung, aber keine Spur negativer Schwankung, während das andere Ende des recht kurzen Nerven den stärksten Wechselschlägen eines großen, mit *Helmholtz*'scher Einrichtung versehenen Inductoriums ausgesetzt wurde. Auch sahen wir das Herz, dessen anhaltende Rhythmik auf Ganglien bezogen zu werden pflegt, nach spätestens 5 Minuten still stehen und nach 7 Minuten reactionslos gegen die gewöhnlichen Erregungen werden.

45—50 Minuten nach der Isolirung können hiernach in der Taubennetzhaut weder Nerven noch Ganglienzellen Ursache der auf Licht entstehenden Stromesschwankungen sein, am wenigsten so regelmäßiger, wie der beobachteten, man müßte denn eine besondere Art ungewöhnlich dauerhafter, dahin zu rechnender Gebilde ad hoc erfinden wollen. Fragen wir uns, welche histo-

[1]) Man müßte denn *Frédéricq*'s merkwürdige Beobachtung heranziehen wollen, nach welcher an Kaninchennerven zuweilen noch 5, 10 bis 24 St. nach dem Tode negative Schwankung des Nervenstromes vorkommt. Vergl. Arch. f. Annat. und Physiol. Abth. 1880.

logischen Elemente übrig bleiben, von denen man so langes Ueberleben kennt, so bleiben außer den Zellen des Blutes und der Bindegewebsgruppe, die hier nicht zu berücksichtigen sind, nur gewisse epitheliale Zellen übrig, z. Th. solche mit sehr lebhafter, leicht kenntlicher Thätigkeit, wie die Flimmerzellen, die auch in der Trachea der Taube mindestens eine Stunde lang fortschlagen[1]). In der Retina bleiben nach Ausschluß aller übrigen Gewebselemente nur die davon in jeder weiteren Beziehung abweichenden der Stäbchen-Zapfenschicht übrig, denen die gefundenen dauernden photoelectrischen Schwankungen zuzuschreiben sind und diese sind ebenfalls epitheliale; es sind die Bestandtheile des Sinnesepitheliums, d. h. die Sehzellen: die Stäbchen und die Zapfen.

Die electrisch reagirenden Elemente absterbender Netzhäute ausschließlich, die der lebenden vorwiegend im Sinnesepithel zu suchen, kann kaum für gewagt gelten, wenn man erwägt, daß nur in diesen die Erregungen beginnen, welche durch das Licht eingeleitet werden; und sonderbar wäre es, wenn diese regsamen Zellen keine Actionsströme darböten, nachdem solche an allen leidlich geordnet zusammengelagerten, der Ableitung zu stromprüfenden Mitteln zugänglichen Zellen, im Zusammenhange mit deren Leistungen constatirt worden sind. Man erinnere sich vor Allem der Drüsenströme, die Epithelströme sind, und beachte, daß alle darauf untersuchten Drüsen in der Ruhe Negativität der dem Lumen oder der Oberfläche zugewendeten Seite gegen Positivität der den Grundmembranen und dem Nervenzutritte hingekehrten Fläche darbieten, also Ströme derselben Richtung geben, wie die Retina,

[1]) Man überzeugt sich hiervon am besten durch das bekannte Gleiten auf die Schleimhaut gestreuter Kohletheilchen, namentlich indem man dieselben der Schwere entgegen durch die Flimmerzellen bergan treiben läßt; ein Versuch der noch lange anschlägt, wenn es nicht mehr glückt, die Bewegung der Härchen an den abgestreiften Epithelien direkt zu sehen.

deren Oberfläche hinten liegt, mit vorn zutretenden Nerven. Von *Rosenthal*, *Röber*, *Hermann*, *Luchsinger* u. A. wurde sowohl positive Schwankung, wie negative auf Erregung der Absonderung, zuweilen negative mit positivem Nachschlage, grade wie unter Umständen von der Fischretina, am Bulbus bei den Säugern, Vögeln und der Schlange nach *Holmgren* während des Belichtungsactes nachgewiesen. Es fehlt also nicht an Analogieen zur Unterstützung unserer im Uebrigen auf dem Verfahren des Ausschlusses fußenden Annahme, und wenn man einwenden wollte, daß die electromotorische Indifferenz des retinalen Pigmentepithels daneben schwer verständlich sei, so darf auf die relative Trägheit der mit Licht und Dunkelheit zusammenhängenden phototropen und regenerativen Function dieser Zellen aufmerksam gemacht werden, die vielleicht nur solchen Wandel electrischer Spannungen erzeugt, der den Beobachtungsmitteln wegen der Langsamkeit seines Verlaufes bis jetzt unzugänglich bleiben mußte.

Den Einwänden und Bedenken wäre zu begegnen, wenn es glückte, Netzhäute in der Zone der sog. Zwischenkörnerschicht, ohne eingreifende Aenderung der erhaltenen Blätter zu spalten, in denen man einerseits nur epitheliale, andrerseits nur graue aus Nerven und Ganglien gebildete Schichten hätte. Wir versuchten die Spaltung, indem wir Froschnetzhäute mit der Rückseite nach unten auf einem Blättchen Seidenpapier sich glatt ansaugen und ausbreiten ließen, ein zweites kleineres Papier auf die Faserseite legten und beide zwischen doppelten Fließpapierlagen einige Minuten mit 20—100 gr. beschwerten. Wenn man hierauf das obere Seidenpapier umlegt und wie ein Pflaster langsam abzieht, so gelingt es oft, die stärkere vordere Platte völlig farblos von dem unteren mit einem schön purpurnen Flecke bedeckten Papier zu trennen. Vor der Trennung giebt das durch das feuchte durchsichtige Seidenpapier ausreichend zu belichtende Gesammtpräparat trotz der Pressung sowohl Dunkelströme, wie

die gesetzmäßigen 3 Schwankungen und dasselbe gilt nicht selten noch, wenn auch mit verminderten Ausschlägen für die vordere farblos abgezogene Retinaplatte, in den meisten Fällen jedoch unter Verlust des positiven Vorschlages der negativen Schwankung, während die positive Schlußschwankung noch deutlich zu sein pflegt. Von dem purpurnen Papier, das bald diese, bald jene Ungleichartigkeit in den Bussolkreis einführte, sahen wir dagegen niemals irgendwelche electrische Wirkung durch Licht erfolgen. Die mikroskopische Untersuchung der Blättchen ergab bei dem farblosen, mit der Objectseite gegen das Deckglas gelegten das reizende Bild der aus eckigen Stücken fest gefügten Mosaik sämmtlicher Innenglieder der Stäbchen mit den dazwischen herausspringenden spitzen und glänzenden Zapfen, deren Außenglieder durchweg wohl erhalten waren. Das farbige Papier in derselben Weise orientirt, zeigte nichts als durcheinander geworfene, z. Th. verknickte Stäbchenaußenglieder, nirgends deren Innenglieder oder Zapfen. Doch ergab die Betrachtung unberührter, mit der Papierseite gegen hohl aufliegende Deckgläser angesogener Präparate an manchen Stellen, wo man gut durch den Papierfilz sehen konnte, regelmäßig zusammenliegende, mit den Enden angeklebte Gruppen der Stäbchenaußenglieder. Ohne andere Garantie für eine Erhaltung der Ordnung dieser Gebilde übernehmen zu können, glauben wir im Uebrigen kaum, daß dieselben der Art gelitten hatten, um das Ausbleiben der photoelectrischen Reaction daraus erklären zu können; es dürften sich auch Gründe finden, diese mehr den Innengliedern, als den Außengliedern zuzuschreiben. Andernfalls müßte man annehmen, daß die der farblosen Seite verbliebenen Zapfen, die ihre Außenglieder nicht verloren, ausschließlich Ursache der Schwankungen geblieben seien, was nicht unmöglich wäre.

Der Spaltungsversuch an der Tauben- und Fischretina ausgeführt, ließ bisweilen, wenn nicht alle, so doch die Mehrzahl der Innenglieder sowohl der Stäbchen als der Zapfen sammt deren

Außengliedern auf dem von der übrigen Netzhaut getrennten Papiere erhalten. Aber diese Netzhäute reagirten schon vor der Trennung, nach leichter Pressung zwischen den Papieren nicht mehr auf Licht und die abgetrennten Sehzellen erschienen auch mikroskopisch stark verändert, am meisten die der Vogelretina, deren Zapfeninnenglieder sich sämmtlich stark gekrümmt und eingerissen präsentirten, während ein großer Theil der farbigen Oelkugeln zu größeren zusammengeflossen oder mißgestaltet darunter lag.

Die Verlegung der photoelectrischen Schwankungen in die Sehzellen schließt selbstverständlich die Bedeutung der beiden am N. opticus constatirten negativen Schwankungen bei dem mittelst der Bussole am frischen und gesammten Sehorgan bemerkbaren Vorgange nicht aus, sondern es müssen die Opticusschwankungen sogar merklichen Einfluß auf den letzteren haben. Vielleicht sind sie Ursache der im Ganzen schwachen positiven Ausschläge, welche der Bulbus giebt und von Vortheil zur Erkennung negativer in der Retina, wie am lebenden Auge der Säuger und Vögel, wo der Belichtungsact solche wenigstens am Anfange nach *Holmgren* erzeugt, indem sich die Schwankungen der Sehzellen und die der Fasern algebraisch summiren. Wir sind auch weit entfernt, die unter den intensivsten und günstigsten Belichtungen doch immer schwachen negativen Schwankungen am Stamme des Sehnerven zum Maßstabe der wirklichen, in den einzelnen Fasern verlaufenden Schwankungswellen zu machen, einestheils weil die Beobachtung nur an Objecten anzustellen ist, in denen die Leitung zu den Sehzellen sicherlich schon bedeutend gelitten hat, andrerseits weil zeitliche Differenzen des Anlangens der Erregungswellen am Ableitungsorte die Größe der Einzelvorgänge wahrscheinlich in gleichem Maaße verdecken, wie dies an willkürlich oder reflectorisch erregten Nerven und Muskeln nach *du Bois-Reymond*'s u. A. Untersuchungen der Fall ist.

V. Verschiedenheiten der photoelectrischen Schwankungen unter den Wirbelthieren.

Den Differenzen der photoelectrischen Schwankungen an den Netzhäuten verschiedener Thiere dürfte vermuthlich die Tendenz in Aussicht stehen, durch Annahme beiläufiger, das Wesen der Vorgänge nicht treffender Nebenumstände oder aus Unzulänglichkeiten des Untersuchungsverfahrens erklärt zu werden. Die auffälligsten Differenzen fanden sich nach *Holmgren* an den Bulbusströmen des Frosches einerseits, der Säuger, Vögel und einer Schlange (Vipera berus) andrerseits, indem hier $- +$ S, dort $+ +$ S gefunden wurde. Da es aber ein Ermüdungsstadium giebt, in dem der geöffnete Bulbus des Frosches auch $- +$ S giebt, so kann die Vermuthung entstehen, daß die veränderlicheren Augen der Säuger und Vögel, im völlig normalem Zustande untersucht vielleicht ebenfalls $+ +$ S gäben. Dasselbe könnte hinsichtlich des sehr kleinen, schwer schonend zu präparirenden Schlangenauges gelten. Wir haben über die lebenden Augen der Warmblüter keine eigenen Erfahrungen, können aber im Sinne des genannten Einwandes darauf aufmerksam machen, daß die Ableitung des Bulbus hier gewisse operative Eingriffe erfordert und z. B. von *Dewar* und *M'Kendrick* unter tiefer Chloroformnarkose ausgeführt worden ist. Wenn man die hinteren Theile des Bulbus zugänglich machen und entblößen, den Orbitalrand oder gar das Dach der Orbita, wie bei den Vögeln entfernen muß, so sind derartige Störungen der Blutcirculation im Auge möglich, daß namentlich kurz nach dem Eingriffe kaum an normales Sehen zu denken ist. Die Widerlegung dieses Einwandes vorausgesetzt, blieben dann noch Garantieen zu fordern, daß das Auge nicht gedrückt worden, da schon mäßigem Drucke rasches Erblinden folgt. Gelingt es aber auch am unversehrten Thiere etwas von den photoelectrischen Schwankungen wahrzunehmen, nachdem eine Electrode an die Cornea,

die andere auf den Kopf oder an einen beliebigen Körpertheil gesetzt worden, so wird dieses Verfahren, wenn überhaupt einwandsfrei, schwerlich ein vollkommenes Bild der Einzelheiten in dem Verlaufe complicirter Stromesschwankungen geben. Die Möglichkeit, daß die Verhältnisse bei den Warmblütern übereinstimmender mit denen des Frosches noch gefunden werden, ist deßhalb nicht ausgeschlossen.

Den vorstehenden Erwägungen gegenüber gewinnen die vom Frosche zu den Fischen gefundenen Differenzen besondere Bedeutung, denn hier sind die Erscheinungen auf beiden Seiten an allen Objecten und durch alle Alterationsstadien verfolgt und der Differenzen so viele und gewichtige nachgewiesen, daß selbst der anscheinend geringfügigere Unterschied der frischesten Objecte mehr Beachtung verdient, als es scheinen würde, wenn man nur diesen kennte. Abgesehen von den nur quantitativen Differenzen bezüglich der positiven Schlußschwankung, liegt der Unterschied in dem nur bei den Fischen gefundenen, dort genauer erörterten zögernden Verlaufe der ersten positiven. Da zeitmessende Versuche darüber nicht vorliegen, können die oben gegebenen graphischen Darstellungen dieses Verhaltens natürlich keinen Anspruch auf vollkommene Treue machen, aber wir dürfen hinzufügen, daß Autographe die Verzögerung weniger bescheiden ausdrücken würden, denn die Bewegung des Scalenbildes ist in Wirklichkeit der Art, daß der Beobachter in der Regel auf das Signal Licht zuerst an Wirkungslosigkeit des Präparates glaubt, bis sich die Scala dann äußerst langsam beginnnend, darauf wenig beschleunigt, endlich rasch verschiebt.

Wenn die photoelectrischen Schwankungen vornehmlich von den Sehzellen herrühren, so enthalten die Differenzen in der Thierreihe angesichts der außerordentlichen Mannigfaltigkeit des Baues und der chemischen Zusammensetzung der Stäbchen und Zapfen nichts Ungereimtes; man müßte sich vielmehr darüber

wundern, daß die vorhandenen Untersuchungen an den Warmblütern, vom Säuger zum Vogel, wo die Sehzellen den größten Wechsel aufweisen, keine solche ergeben haben. Vom Frosche zu den Fischen wären die photoelectrischen Differenzen wegen des außerordentlich großen Unterschiedes in den Elementen der Sehzellenschicht beinahe vorauszusetzen, nur käme es darauf an zu wissen, welche morphologischen und chemischen Charaktere die wesentlichen oder bestimmenden seien, was vergleichend physiologischen Arbeiten als anziehender Lohn in Aussicht stände.

Es sind nur wenige Erfahrungen, die wir in dieser Beziehung anzuführen haben. Das Aalauge, das keine Chorioïdaldrüse und nur sehr kleine Zapfen in der Retina hat, wurde bereits neben dem der übrigen Fische erwähnt. Einige Versuche am Auge des Bleys (Abramis Brama), wo zwar die Sehzellen nicht wesentlich von denen der übrigen Fische mit Nebenkiemen abweichen, wohl aber jenes merkwürdige Guaninepithel die Stäbchen und Zapfen umkleidet, ergab keine photoelektrischen Differenzen. Unter den nächsten Verwandten des Frosches (R. esculenta und temporaria verhalten sich gleich) wurden bis jetzt Bufo vulgaris, Triton cristatus und Salamandra maculosa herangezogen, die Kröte wegen der fast vollkommenen Uebereinstimmung ihrer Retina mit der Froschretina, die sich bis zum Vorkommen der merkwürdigen, wie es scheint, nur die ungeschwänzten Batrachier auszeichnenden grünen Stäbchen erstreckt, der Salamander, weil er keine grünen Stäbchen, aber sehr ausgebildete Doppelzapfen besitzt, Triton wegen der ungemein abweichenden, conischen Uebergangsbildungen, welche sowohl den Stäbchen als den Zapfen gleichen und sich durch Armuth an Sehpurpur auszeichnen.

Bley (Abramis Brama).

Vers.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung auf Licht. Scth.	Bemerkungen.
I. a	+175	0	ganzer Bulbus.
	+ 10	— 1/2 + 1 1/2	Hohlschaale mit Linse.
	+ 11	—20 +17	1/4 der isolirten Retina hinten mit Guaninbrei bedeckt.
	+ 10	—24 +17	"
	+ 6	—26 +20	"
b	— 40	+18 —13	2. Auge; schwarzer Theil der Retina.
	— 39	+17 —13	"
c	— 55	—10 + 1	tapetirtes Stück derselben Retina.
II. a	?	+ 4 0	ganzer Bulbus.
		+ 7 — 3	
b	+338	—12 + 6	Hohlschaale ohne Linse.
	+344	—13 + 7	"
c	+ 18	—16 + 8	isolirte Retina.
	+ 18	—14 + 8	"

Kröte (Bufo vulg.).

III. a	+110	+ 1 + 1	ganzer Bulbus.
b	+202	+ 3 + 6	zweiter Bulbus.
c	+118	+ 1/2 — 5 1/2 + 5	Hohlschaale davon.
d	+ 13	—55 +15	isolirte Retina daraus.

Vers.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung auf Licht. Scth.	Bemerkungen.
IV. a	+ 16	−64 +30	andre Kröte; isolirte Retina.
	+ 16	−45 +22	Strom kehrt bei L. f. jedesmal nach der +S. langsam zur alten Größe zurück.
b	+ 78	−69 +20	zweite Retina.
V. a	+ 40	−85 +15	neues Thier; isolirte Retina.
	+ 20	−83 +19	”
b	− 55	+65 − 9	Retina des andern Auges.
	− 20	+50 − 5	”
VI. a	+ 98	− 5 0	Bulbus 24 St. im Dunkeln aufbewahrt nicht eingesunken. Pupille reagirt vortrefflich auf Licht.
	+ 87	− 5 + 1	
b	+ 87	− 5 0	zweites Auge ebenso, etwas verletzt.

Salamandra maculosa.

VII. a	+ 21	−17 + 8	Stücke der hinteren Augenwand.
		− 9 + 7	”
b	− 46	+29 −13	isolirte Retina.
	− 12	− 6 + 8 −10	”
	− 47	−11 +12 − 7	”

Triton cristatus.

VIII. a	+ 19	− 7 + 4	Hohlschaale mit Linse.
	+ 38	− 4 + 4½	”
	+ 31	− 4 + 3½	”

Vers.	Dunkelstrom. Scth.	Schwankung auf Licht. Scth.	Bemerkungen.
b	+ 11	— 8 + 2	dasselbe Präparat vom andern Auge.
	+ 3	— 4 + 4	"
c	+ 15	—12 +12	isolirte Retina aus dem ersten Auge.
	+ 12	—12 +10	"
d	+ 18	—20 + 7	aus dem zweiten Auge.
	+ 4	—18 +10	"
IX.	+131	— 5 + 9	andrer Triton; Hohlschaale mit Linse.
	+145	— 5 + 9	"
	+136	+ ½ — 1½ + 1½	Zweiter Bulbus; unversehrt.
	+131	+ 1 — 2 + 1	"

Diese Versuche bedürfen der Wiederholung bei günstigerer Jahreszeit, denn wenn man die Zahlen überblickt, so scheint es, als ob die Amphibien sich weniger dem Frosche, als den Fischen näherten. Beim Salamander trifft dies aber sicher nicht zu, da die isolirte Retina die dreifache Schwankung der Froschretina wiederholt deutlich zeigte. Wir müssen das Gleiche, als das normale aber auch für die Kröten und Tritonen vermuthen, weniger weil zuweilen jene 3 Schwankungen ebenfalls auftraten, worauf wegen der Kleinheit der Ausschläge nicht zu viel zu geben ist, sondern weil der zeitliche Verlauf der Scalenbewegung viel mehr an den Frosch, als an die Fische erinnerte, indem namentlich die größtentheils nur als pseudopositive zu bezeichnenden Schlußschwankungen weit plötzlicher auftraten, als bei den Fischen unter gleichen Bedingungen. Die Erscheinung glich durchaus der von

einer großen Zahl der Winterfrösche am Schlusse der Belichtung gewohnten, wo der positive Vorschlag der negativen Schwankung beim Kommen des Lichtes abnormer Weise fehlte.

VI. Von der Ursache der photoelectrischen Schwankungen.

Daß die photoelectrischen Vorgänge im Auge vornehmlich auf veränderliche electromotorische Kräfte und nicht auf Widerstandsänderungen zu beziehen seien, wurde von Anfang an wegen der Analogieen mit den bekannten Erscheinungen an Nerven, Muskeln und anderen irritablen Geweben vermuthet und geht aus den vorliegenden Darstellungen schon hervor, da vermuthlich *Holmgren* schon das fast selbstverständliche Compensationsverfahren verwendete, von dem wir auch in der Mehrzahl der Fälle vor jeder Belichtung Gebrauch machten, wenn es nicht grade bequemer war, den Gang des Dunkelstromes in den Pausen gelegentlich ohne Compensation zu verfolgen.

Bei der großen Verschiedenheit der Widerstände des ganzen Auges und der daraus hergestellten Präparate bis zur nackten Retina hin, hatte es Interesse, sowohl die electromotorische Kraft des Dunkelstromes wie die der Schwankungsströme zu bestimmen und es wurde daher versucht, die Kraft für den Bulbus und die Netzhaut in Bruchtheilen der Kraft eines *Daniell*'schen Elements auszudrücken. Wir bedienten uns dazu des von *du Bois-Reymond* angegebenen Verfahrens [1]).

Um die uns früher schon beim Gebrauche eines kupfernen Compensatordrathes von 0,8 mm. Durchmesser ersichtlich gewordene geringe E. K. der Netzhautströme wenigstens, welche kaum an die eines Nerven heranreichen, genügend abstufen zu können,

[1]) Gesammelte Abhandl. II. S. 234.

erhielt das Reochord einen Kupferdrath von 1,05 mm. Durchmesser, und um für diese Verhältnisse eine handliche Zahl der Graduationsconstante zu gewinnen, wurde dem so wenig Widerstand bietenden Drathe eine Länge von 10 Metern gegeben. Die so erzielte Graduationsconstante betrug 0,00002 D.

Die folgenden am Frosche gefundenen Werthe sind weder maximale noch minimale, sondern entsprechen den Zahlen, welche in einer Reihe nur zu diesem Zwecke ausgeführter Versuche erhalten wurden. Einerseits wurde der Dunkelstrom, andrerseits die Größe der Schwankungen bestimmt; beim Bulbus regelmäßig die erste positive Schwankung, bei der Retina die Größe der wirklichen negativen, sei es daß dieselbe, wie so häufig bei den Winterfröschen, allein oder mit dem positiven Vorschlage auftrat.

Bulbus.	Dunkelstrom in Dan.	Erste + Schwankung in Dan.	
1.	0,00914	0,00032	
2.	0,00772	—	
3.	0,00664	0,00046	
4.	0,00544	0,00016	2. +(Schluß-)Schwankung 0,00034.
5.	0,00082	0,00028	
5a.	0	0,00044	
Retina, isolirt.	**Dunkelstrom in Dan.**	**Negative Schwankung in Dan.**	
1.	0,00011	0,00022	
2.	0,00102	0,00040	
2a.	0,00034	0,00014	bei vorausgegangener +S.
3.	0,00200	0,00184	
3a.	0,00038	0,00028	b. v. +S.
4.	0,00260	0,00088	„
4a.	0,00044	0,00014	„
5.	0,00056	0,00036	„

Die Bestimmung der ersten positiven Schwankung am Bulbus bereitet, da sie während mehr als minutenlanger Belichtung anhält, keine Schwierigkeit, ebensowenig, wo sie allein auftrat, die in gleicher Weise anhaltende negative an der isolirten Retina. Dagegen war des raschen Verlaufes wegen, der ersten und zweiten

positiven an der Retina mit dem Compensator kaum zu folgen. Wo die negativen Schwankungen mit positivem Vorschlage gemessen wurden, begann die Compensation in dem Momente, wo die negative das Vorzeichen ihres Werthes wirklich umkehrte, also mit vollkommenem Ausschlusse des Vorschlages.

Nach diesen Messungen wird kaum angenommen werden, daß Widerstandsänderungen an den electrischen Vorgängen im Sehorgane Antheil haben, und es gäbe demnach keinen Grund für die, seit *Willoughby Smith*'s merkwürdiger Entdeckung der Widerstandsänderung des Selens durch Licht, mehrfach gehörte Vermuthung, daß die Retina nicht nur der Selenplatte vergleichbar sei, sondern auch das Vermögen, Lichtbewegung in Nervenerregung umzusetzen, dem gleichen photoelectrischen Verhalten danke. Nach der jüngsten glänzenden Verwendung, welche *Graham Bell* dem widerstandsveränderlichen Selen am Telephon zu geben wußte, indem er dieses zum Photophon verwandelte, mußte man sich freilich sagen, daß es kein Kunststück mehr sein werde, Lichtschwankungen aller Art zur Erregung des physiologischen Rheoskops tauglich zu machen, aber dies würde physiologische Probleme zunächst in derselben äußerlichen Weise nur berühren, wie etwa der so ziemlich von Jedermann nach dem Ankaufe des ersten Telephons angestellte Versuch, Froschschenkel durch Anrufen zum Zucken zu bringen, welcher Niemand auf den Gedanken bringt, das Gehörlabyrinth dem Telephon zu vergleichen. Indeß machten die Andeutungen *Bell*'s über ein allgemeineres Vorkommen der photorheostatischen Eigenschaften des Selens an allerlei andern, dessen kaum verdächtig gewesenen Dingen es fast zur Pflicht, die Netzhaut in dieser Richtung nicht ungeprüft zu lassen.

Die überlebende Retina wußten wir dazu vorerst in keiner andern Weise zu verwenden, als indem wir den Dunkelstrom mit Hilfe des Compensatorstromes entweder verstärkten oder aufhoben

und einen entgegengesetzten Strom durch das Präparat sendeten. In dem Grade, in welchem dies ohne Aenderung der stets benutzten Einrichtungen ausführbar war, haben wir den Versuch sehr häufig angestellt, an nicht mehr auf Licht reagirenden Präparaten aller Art fast regelmäßig, ebenso an schwach reagirenden, sowie an ohne Licht stromlosen, ohne aber jemals auf Etwas zu stoßen, das photorheostatische Aenderungen auch nur hätte vermuthen lassen. Wo Reaction auf Licht bestand, zeigten sich die Schwankungen unter jenen neuen Verhältnissen vielmehr in jeder Beziehung unverändert, während das Licht da, wo es nach irgendwelchen Mißhandlungen des Präparates, wie durch Frierenlassen, Erwärmen, Kohlensäurewirkung, Tetanisiren des Bulbus oder der Retina (was die Schwankungen sehr rasch aufhebt) für sich keine electrische Reaction mehr veranlaßte, auch während der Durchströmung ohne Einfluß blieb. Hierauf wurde versucht, ob stärkere Ströme einiger *Daniell*'scher oder *Grove*'scher Elemente in der einen oder andern Richtung durch die Retina oder durch den ganzen Augengrund gesendet veränderlichen Widerständen begegneten, wenn man abwechselnd Licht zum Objecte treten ließ. Im letzteren Falle wurde besonders rasche intermittirende Belichtung von sehr verschiedener Frequenz angewendet und zum Telephon oder zum Froschschenkel gegriffen; indeß stets resultatlos. Dabei wurde gelegentlich starke negative, den zugeleiteten Strom ziemlich lange überdauernde Polarisation der Retina gefunden, unabhängig, wie zu erwarten, von dem Verhältnisse der Richtungen des polarisirenden und des Dunkelstromes. Doch gab auch der spätere Polarisationsstrom keiner zuvor um die photoelectrische Reaction gebrachten Netzhaut das Vermögen dazu wieder. Die zugeleiteten Ströme setzten den Beobachtungen übrigens sehr bald eine Grenze, da sie die Retina tödteten, wie es scheint durch die mit den Thon-Lungenelectroden nicht zu umgehende Ausscheidung electrolytischer Schädlichkeiten. Man brauchte eine frische Netzhaut nur auf

die einmal benutzten Lungen zu legen, um sie alsbald reactionslos gegen Licht zu finden.

Da in der gewöhnlich epithellos erhaltenen Netzhaut keine Andeutungen photorheostatischer Vorgänge zu entdecken waren, konnte die Frage nach solchen noch bezüglich der epithelbedeckten oder des Retinaepithels selbst, das bisher überhaupt nicht photoelectrisch wirksam gefunden worden, aufgeworfen werden. Um darüber Aufschluß zu erhalten, setzten wir aus starken, $^1/_2$ pCt. NaCl enthaltenden Leimlösungen gegossene, kurze Cylinder, deren eines Ende durch Abschmelzen eine in den Grund des Froschauges genau passende halbkuglige Form erhalten hatte, in Augen, deren Retina unter Hinterlassung des ganzen Epithels ausgeschlüpft war, und leiteten einerseits mittelst einer die Sclera hinten weit umfassenden Thonelectrode, andrerseits mit Hilfe des an seinem Mantel rings von Thon umschlossenen durchsichtigen Leimcylinders electrische Ströme durch das Präparat, das dann von einem unter der Leimelectrode angebrachten Spiegel nach Wunsch Licht erhielt. Das in jeder Weise modificirte Experiment ergab nur negative Resultate und weder das Epithel mit Chorioïdea und Sclera, noch erstere beiden allein zeigten während des Durchganges von Strömen verschiedenster Kraft und wechselnder Richtung an irgend welchem Rheoskope Schwankungen der Stromintensität bei irgend einer Art des Belichtens an, wie es hätte eintreten müssen, wenn das Licht die Widerstände änderte. Da bei derartigen Versuchen auf möglichst kleine Widerstände Werth zu legen ist und das letztverwendete Verfahren dieselben am meisten verminderte, wurde es auch an dem gesammten Augengrunde mit der Retina, ferner an dieser im epithelfreien oder epithelbedeckten Zustande benutzt: jedoch ohne Erfolg.

Endlich ließen wir die gesammten, in entfärbter Galle von 2,5 pCt. löslichen Stoffe der Retina oder des Epithels, sowie Mischungen beider Lösungen in 6 Ctm. langen U-förmigen Röhren

von etwa 1 Ctm. Durchmesser gefüllt, mittelst der unpolarisirbaren, jederseits eintauchenden Electroden durchströmen und sowohl in toto, wie an einzelnen Stellen oder an einer der Electroden vom Lichte treffen. Wie die Belichtung für sich daran keine electromotorischen Kräfte hervorrief, so erzeugte sie auch keine Aenderungen des Widerstandes.

Der letztere Versuch wird nicht verfehlen, an *Holmgren*'s eigenthümliches Unternehmen zu erinnern, die Abwesenheit photoelectrischer Schwankungen an einem in Alaun gehärteten Kaninchenbulbus ausdrücklich zu erweisen [1]). Immerhin kann jener Versuch, wie der unsrige und gleich unseren Erfahrungen an der im Dunkeln ohne Alaunbehandlung abgestorbenen, mit unverändertem Sehpurpur versehen gebliebenen, aber electrisch unwirksam gewordenen Retina dazu dienen, die photoelectrischen Vorgänge mit den photochemischen in der Netzhaut für nicht direkt verbunden zu erklären, keineswegs indeß, um *Holmgren*'s Ansicht zu stützen, daß der Sehpurpur auch mit dem Sehen nichts zu schaffen habe, was nicht einmal durch das „Sehen ohne Sehpurpur" [2]), geschweige denn durch *Holmgren*'s Constatirung der electrischen Schwankungen an Augen mit lichtgebleichtem Purpur oder nach unsern Beobachtungen der Schwankungen an ausgeblichenen Froschnetzhäuten wahrscheinlich wird.

Indem wir den in dieser Abhandlung geschilderten Vorgängen den Namen photoelectrischer gaben, wählten wir nur unter dem Zwange des Gebrauches einen bequemen Ausdruck und verbanden damit keine Beziehung zu ähnlich bezeichneten, wie z. B. den thermoelectrischen.

Wir sind vielmehr der Meinung, daß zwischen dem Zutreten des Lichtes und den electrischen Vorgängen mindestens

[1]) Bd. II. dsr. Unters. S. 81.

[2]) Vergl. Bd. I. dsr. Unters. S. 119.

ein Vorgang liege, der als erstes Glied der langen Kette, die Empfindung heißt, aufzufassen ist. Kann man annehmen, daß der photochemische Proceß der Purpurbleiche auch in den geschichteten Außengliedern der Stäbchen für sich keine electrischen Kräfte entwickelt, so wird dies auf alle hypothetischen Sehstoffe zu übertragen sein, mögen dieselben in den Außengliedern der Sehzellen oder in deren Innengliedern selbst, ja in den Bärten der Epithelien, die an jene heranreichen, stecken. Wir sind sehr geneigt, keinen der Zersetzungsprocesse, welche das Licht an diesen Stoffen erzeugt, für die direkte Ursache der electrischen Vorgänge zu halten, sondern vermuthen deren Quelle, wie bei allen thierisch-electrischen Erscheinungen in dem regsamsten, nicht cuticular erhärteten, also in den Innengliedern der Sehzellen enthaltenen Protoplasma, dessen Erregung durch photochemische Zersetzungsproducte (Sehreger) sich u. A. in dem Auftreten und in dem Wandel [1]) electrischer Kräfte zu erkennen giebt. Demnach sollen die photoelectrischen Vorgänge wol als objective Zeichen des Sehactes in den Sehzellen betrachtet werden, so gut wie der photochemische Proceß der Purpurbleiche, aber als von anderer Ordnung, nämlich als physikalische Zeichen jenes Zustandes der Erregung, welcher der unmittelbare Vorläufer der Erregung in der zugehörigen Nervenfaser (Stäbchen- und Zapfenfaser) ist.

Um ein Bild zu gebrauchen, mag man sich einen Muskel, aufgehängt in einer Glasröhre, sammt dieser als das vorliegende Object denken und annehmen, daß zu den z. B. mit Salmiak beschlagenen inneren Glaswänden etwas Kalilauge trete und in

[1]) Es wird kaum nöthig sein, ausdrücklich hervorzuheben, daß der Name „Schwankungen", den wir nebst den Prädicaten „positiv"und „negativ" gegeben vorfanden, in vielen Fällen ein uneigentlicher, nicht direkt zutreffender ist, da man bei stromloser Retina von Schwankungen und deren Vorzeichen nur reden kann, wenn ein bestimmtes Spannungsverhältniß der Vor- und Rückseite der Retina von andern Fällen her zu Grunde gelegt wird.

der Röhre NH_3 entwickle; dann würde das Aetzkali dem Lichte oder dem Reize erster Ordnung, der Salmiak dem Sehstoffe (Purpur), das Aetzammoniak dem Sehreger (Sehweiß) entsprechen, die Bildung des NH^3 und des KCl dem photochemischen Processe oder dem Reize zweiter Ordnung, die myoelectrische Schwankung den photoelectrischen Vorgängen; und wie es Gründe giebt, neuroelectrische Vorgänge als Erreger der myoelectrischen und der Muskelcontraction anzusehen, so könnten auch die photoelectrischen in den Sehzellen Erregungsmittel der peripheren Opticusausstrahlung werden.

Erklärung der Tafeln.

Tafel 3.

Schematische Uebersicht der photoelectrischen Schwankungen.

Die Abscissenaxe *o o* ist nur für die obersten, dem Strome des N. opticus angehörigen Curven als fest anzunehmen, während sie für sämmtliche übrigen jede Höhe unter oder über denselben einnehmen kann.

Die auf weißem Grunde verzeichneten Curvenstücke geben den Gang des Stromes beim Kommen und während der Dauer der Belichtung wieder, die auf schwarzem Grunde links von den weißen Theilen den Dunkelstrom, rechts die mit der Lichtentziehung beginnenden Schwankungen.

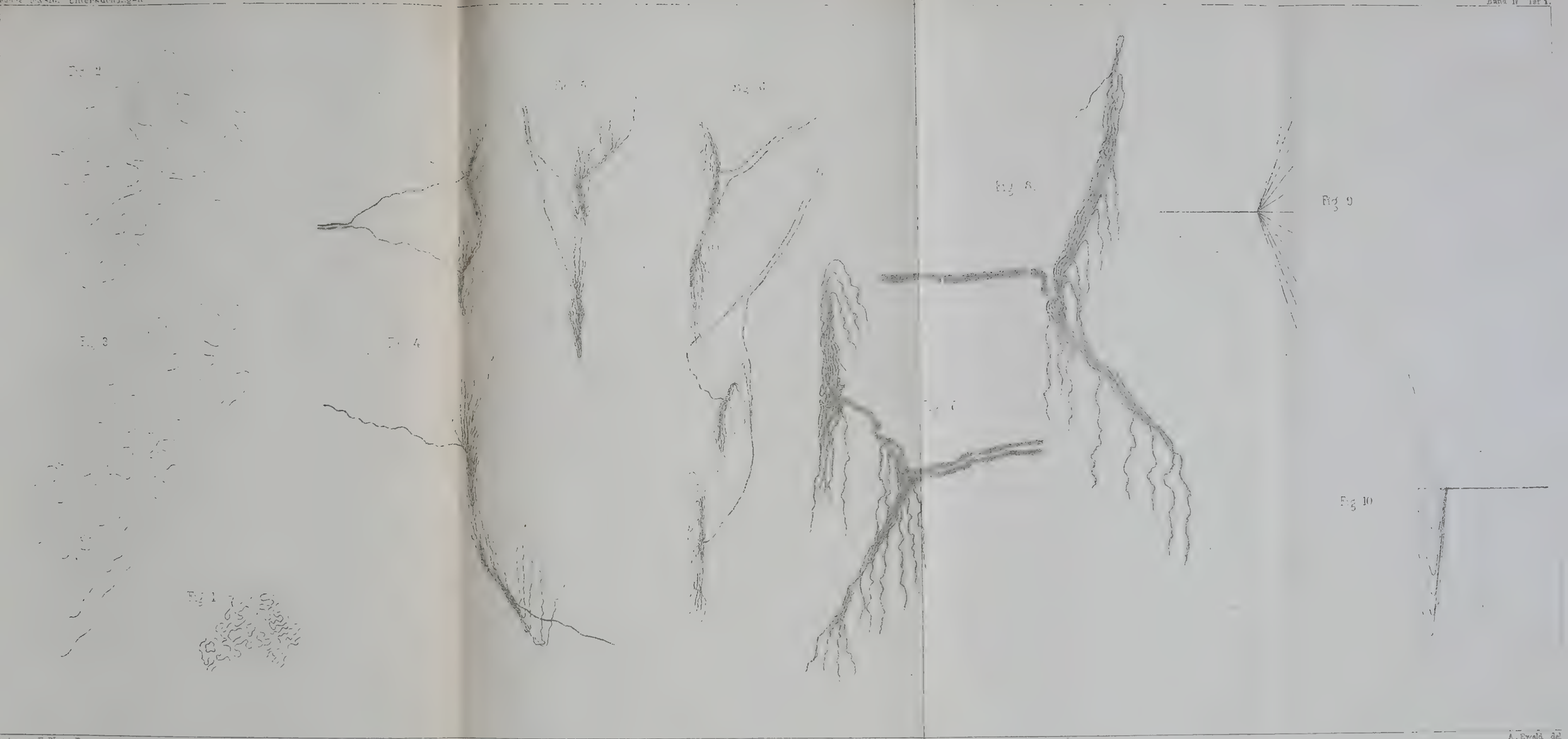
Tafel 4.

Dunkelströme und photoelectrische Schwankungen

nach z. Th. in den Tabellen angegebenen, z. Th. nur für die graphische Darstellung ausgeführten Versuchen.

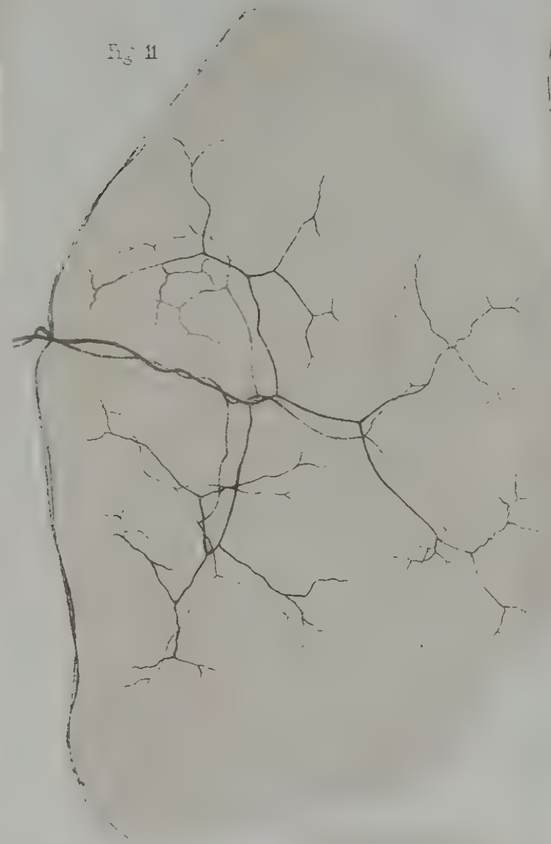
Die Abcissenaxe konnte nur bei dem einen, durch die bezifferte Scala hervorgehobenen Versuche gezeichnet werden; die Abscissenabschnitte für Licht (weiß) und Dunkelheit (schattirt) sind willkürliche, da die Zeiten in die Darstellung nicht mit aufgenommen sind und wechselnde waren. 1 mm. Ordinatenhöhe = 1 Scth. der Ablesung; mit — Vorzeichen versehene Zahlen bedeuten abnorme Richtung des Retinastromes (+ Stäbchenseite) und daß die Figur unter der Abscisse zu denken ist.

Im Allgemeinen sind, um die Darstellung in mäßigem Raume geben zu können, Versuchsreihen mit kleinen Ausschlägen gewählt, ausgenommen beim N. opticus und dem unversehrten Bulbus. 1 Theilstrich des Netzes = 5 mm.



Anst. v. F. Wintz Darmstadt.
A. Ewald del.
Carl Winter's Universitätsbuchhandlung Heidelberg.

Fig. 11



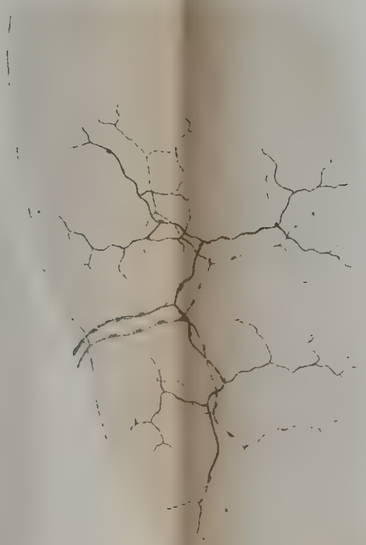


Fig. 12

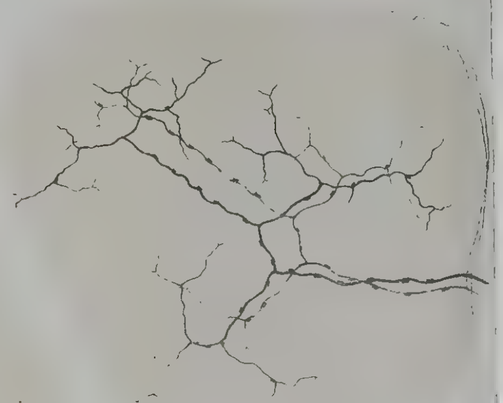


Fig. 13

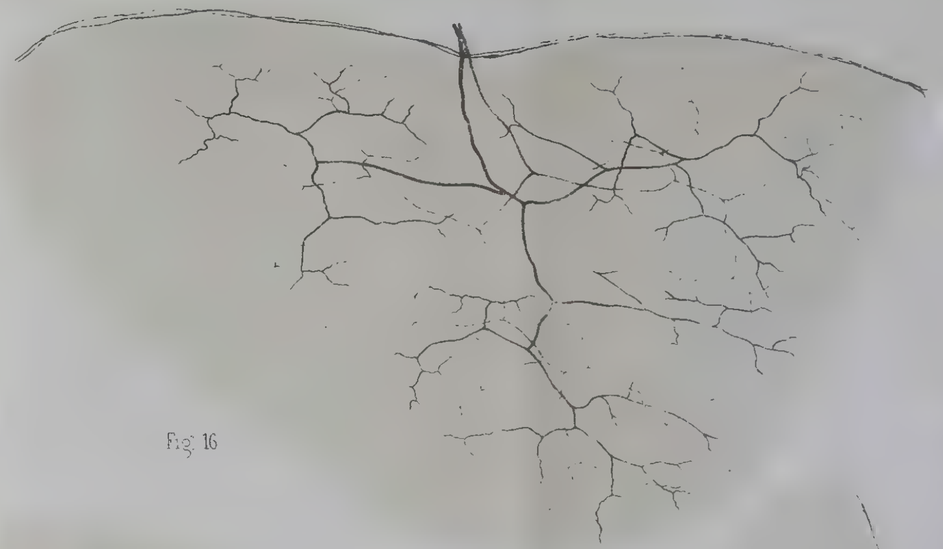


Fig. 16

Fig. 18.

Fig. 17

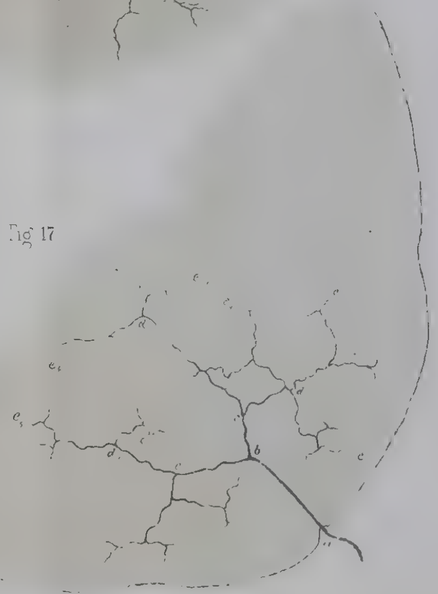


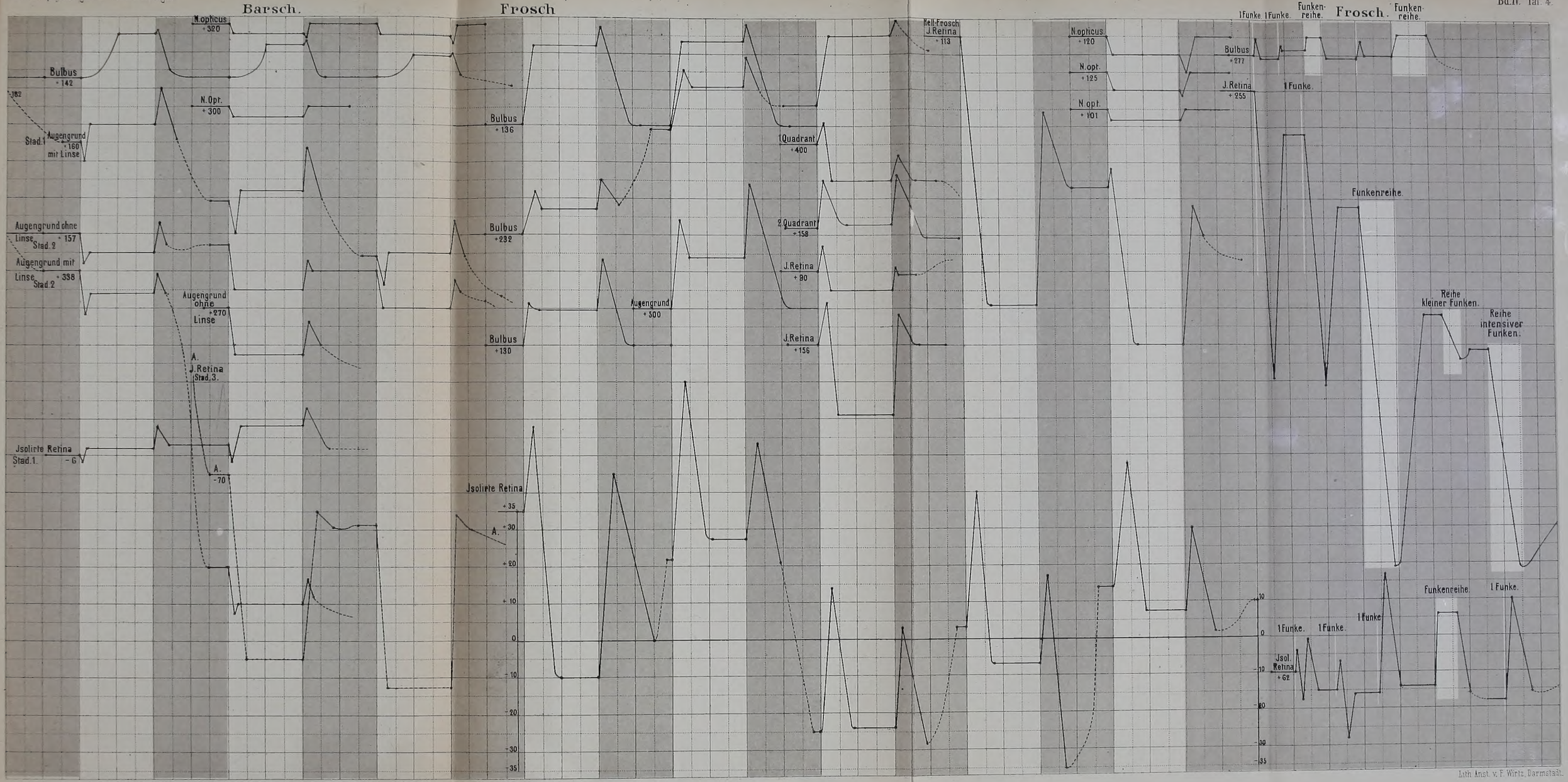
Fig. 14.

Fig. 15.

Lith. Anst. v. F. Wirtz, Darmstadt.

A. Ewald del.

Carl Winter's Universitätsbuchhandlung, Heidelberg



Carl Winter's Universitätsbuchhandlung in Heidelberg.

Lith. Anst. v. F. Wirtz, Darmstadt.

In *Carl Winter's Universitätsbuchhandlung* in **Heidelberg** ist erschienen:

Lehrbuch der Physiologie

von

M. Foster, M.A., M.D., F.R.S.,

Prælector der Physiologie und Fellow von Trinity College, Cambridge.

Autorisirte deutsche Ausgabe

von

N. Kleinenberg,

Professor an der Universität zu Messina.

Mit einem Vorwort

von

W. Kühne,

o. Professor der Physiologie an der Universität Heidelberg.

Mit 72 Holzschnitten.

Lex. 8°. brosch. 16 M.

Inhalt: Einleitung. — Das Blut. Die motorischen Gewebe. Der Gefäßmechanismus. — Die chemisch thätigen Gewebe und ihre Mechanismen. Ernährung. — Das Centralnervensystem und seine Werkzeuge. — Die Gewebe und die Mechanismen der Reproduction. — Anhang: Ueber die chemische Grundlage des thierischen Körpers. — Sachregister.

«Den Studirenden und Aerzten ein Buch zu übergeben, das nicht nur zum Nachschlagen dient, sondern durch fließende und lebendige Darstellung stets zum Nachlesen einlädt, ist jederzeit nützlich, zumal wenn der Inhalt über zahlreiche in heftiger Gährung befindliche Materien, an welchen die Physiologie so reich ist, mit der Klarheit und ruhigen Unparteilichkeit unterrichtet, die der Verfasser durchgehend zu bewahren gewußt hat.» **(Vorwort.)**

«. . . Foster ist einer der hervorragendsten Physiologen Englands, und wir begrüßen sein Lehrbuch als eine in jedem Betracht höchst willkommene Erscheinung. Es ist ein hervorragendes Verdienst des Uebersetzers Prof. Kleinenberg, daß er — wie vor nicht langer Zeit desselben Verfassers «Elements of embryology» — nun auch dieses umfassendere Werk in's Deutsche übertragen und uns auf solche Weise einen Mann kennen gelehrt hat, den wir als Autor und Gelehrten gleich schätzen müssen. Wir sind überzeugt, daß sich das Foster'sche Lehrbuch in der vorliegenden trefflichen Uebersetzung bald einen sehr ehrenvollen Platz neben den Werken unserer einheimischen Physiologen erobern wird. Kühne führt das Buch mit einer kurzen Vorrede in den Kreis deutscher Leser ein, wo er unter Anderem sagt: «Ich gebe dem Werke gern das Geleite in die Oeffentlichkeit, da in demselben der gewaltige Stoff trotz des mäßigen Umfanges nicht in schematischer Kürze, sondern in erzählendem Tone vorgetragen und die zahlreichen, in heftiger Gährung befindlichen Fragen mit Klarheit und Unparteilichkeit behandelt werden. Das Buch wird von Aerzten und Studirenden der Medicin mit Nutzen gelesen werden.» Wir stimmen diesem Ausspruche und dieser Empfehlung Kühne's vollkommen bei. Die Ausstattung ist eine sehr schöne; zahlreiche Holzschnitte erläutern den Text in ergiebiger Weise. Die einzelnen Abschnitte des Werkes brauchen wir wohl nicht anzugeben, da es eben Alles enthält, was in einem guten Lehrbuche der Physiologie enthalten sein muß.» **(Wiener med. Presse.)**

C. F. Winter'sche Buchdruckerei.